



ALAUDA

Revue internationale d'Ornithologie

XXXIX

N° 4

1971

Secrétaires de Rédaction

**Henri Helm de Balsac, Noël Mayaud,
Jean-Jacques Gullou et Jacques Vieillard**

**Bulletin Trimestriel de la Société d'Études Ornithologiques
École Normale Supérieure, Laboratoire de Zoologie
46, rue d'Ulm - Paris V°**

ALAUDA

Revue fondée en 1929

Fondateurs décédés :

Jacques de CHAVIGNY, Jacques DELAMAIN,
Henri JOUARD, Louis LAVAUDEN, Paul PARIS,
Paul POTY

Revue internationale d'Ornithologie

Organe de la

SOCIÉTÉ D'ÉTUDES ORNITHOLOGIQUES

Association fondée en 1933

Siège social : Ecole Normale Supérieure, Laboratoire de Zoologie
46, rue d'Ulm, Paris 5°

COMITÉ D'HONNEUR

MM. J. BENOIT, Pr au Collège de France ; Dr W. CERNY (Tchécoslovaquie) ; J. DELACOUR (France et U. S. A.) ; J. GIBAN, Maître de Recherches au Centre National des Recherches Agronomiques ; P. GRASSÉ, Membre de l'Institut ; H. HOLGERSEN (Norvège) ; MATTHEY, Pr à la Faculté des Sciences de Lausanne (Suisse) ; Dr E. MOLTONI (Italie) ; Th. MONOD, M. de l'Institut, Pr au Muséum National d'Histoire Naturelle ; Pr F. SALOMONSEN (Danemark) ; Dr Schüz (Allemagne) ; Dr J. A. VALVERDE (Espagne) ; Dr WETMORE (U. S. A.).

COMITÉ DE SOUTIEN

MM. DE BRICHAMBAUT, BROSET, DE CAFFARELLI, CASPAR-JORDAN, CHAMPAGNE, CHAPPUIS, DERAMOND, GÉROUDET, GUDMUNDSSON, HOFFMANN, KOWALSKI, MAST, N. MAYAUD, MOUILLARD, VAUGHER.

Cotisations, abonnements, achats de publications : voir page 3 de la couverture.
Envoi de publications pour compte rendu ou en échange d'*Alauda*, envoi de manuscrit, demandes de renseignement, demandes d'admission et toute correspondance doivent être adressés à la Société d'études ornithologiques, 46, rue d'Ulm, Paris 5°.
Séances de la Société : voir la chronique dans *Alauda*.

AVIS AUX AUTEURS

La Rédaction d'*Alauda*, désireuse d'améliorer la haute tenue scientifique de ses publications, soumettra les manuscrits aux spécialistes les plus qualifiés et décidera en conséquence des remaniements éventuels. Avis en sera donné aux auteurs. La Rédaction d'*Alauda* pourra aussi modifier les manuscrits pour en normaliser la présentation. L'envoi de manuscrit implique l'acceptation de ces règles d'intérêt général.

La Rédaction d'*Alauda* reste libre d'accepter, d'amender (par ex. quant à la nomenclature en vigueur) ou de refuser les manuscrits qui lui seront proposés. Elle pourra de même ajourner à son gré leur publication.

Elle serait reconnaissante aux auteurs de présenter des manuscrits tapés à la machine, n'utilisant qu'un côté de la page et sans additions ni rature.

Faute aux auteurs de demander à faire eux-mêmes la correction de leurs épreuves (pour laquelle il leur sera accordé un délai max. de 8 jours), cette correction sera faite *ipso facto* par les soins de la Rédaction sans qu'aucune réclamation relative y puisse ensuite être faite par ces auteurs.

Alauda ne publiant que des articles signés, les auteurs conserveront la responsabilité entière des opinions qu'ils auront émises.

La reproduction, sans indication de source, ni de nom d'auteur, des articles contenus dans *Alauda* est interdite, même aux Etats-Unis.

RÉGIME ALIMENTAIRE DES SARCELLES D'HIVER *Anas crecca* L. en CAMARGUE

par Alain TAMISIER

Attaché de Recherche au C. N. R. S.

Cette note fait partie d'un travail dont l'ensemble constitue une Thèse de Doctorat d'Etat devant être soutenue à l'Université de Montpellier.

Résumé

Défini d'après la nourriture trouvée sur 313 individus tués par les chasseurs en 1964-65 et 1965-66, le régime alimentaire des sarcelles d'hiver pendant leur hivernage en Camargue comporte essentiellement des graines et des proies animales. Les graines figurent dans tous les contenus stomacaux et sont composées, en pourcentage du poids sec total, d'un quart d'oogones de Characées, d'un quart de graines de Cypéracées et d'un quart de graines de riz *Oriza sativa* et de panic *Panicum crus-galli*. Le dernier quart comprend des graines de Salsolacées, de potamots, de ruppias et de myriophylles. Les proies animales, présentes dans la moitié des contenus stomacaux, sont surtout des mollusques, des larves de chironomides et des ostracodes. Les éléments inorganiques (un tiers de débris coquilliers et deux tiers de sables ou graviers) figurent constamment et servent au broyage des aliments les plus durs. De plus, ils constituent vraisemblablement un apport en éléments minéraux.

La variation mensuelle du régime alimentaire montre l'importance particulière des oogones de Characées et des graines de Cypéracées en août et septembre puis en février-mars, et l'importance des graines de riz et de panic (prises dans les rizières moissonnées) d'octobre à décembre. Les éléments inorganiques dans le gésier sont les plus nombreux pendant ces trois mois, vraisemblablement à cause de la plus grande difficulté de désintégration de ces grosses graines de Graminées.

Le poids sec de nourriture trouvée dans les sarcelles est maximal en octobre, novembre et décembre, et doit être lié essentiellement à la composition qualitative de cette nourriture, plus longue à digérer qu'aux autres mois. A tout moment, ce sont les individus les plus lourds qui contiennent le plus de nourriture (relation significative). Les besoins quotidiens en nourriture ont été estimés à 20-30 g de poids humide de graines par jour, soit 7 à 8 % du poids des sarcelles.

Un quart des sarcelles présentent de la nourriture dans leur jabot. Cette nourriture diffère de celle trouvée dans le gésier : les proies animales y sont 20 fois plus abondantes, et les graines y sont essentiellement représentées par les Characées, le riz et le panic. La plupart de ces sarcelles se sont alimentées sur des lieux où la nourriture disponible permet des ingestions considérables de graines qui sont alors stockées au niveau du jabot. L'abondance de ces graines, relativement à celles trouvées chez les autres sarcelles, fausse partiellement les données. Inversement, certaines graines (scirpes et potamots) sont plus abondantes dans le gésier que dans le jabot. Elles sont ingérées probablement de façon plus régulière et atteignent plus rapidement le gésier.

Au total, les oogones de Characées et les graines de riz et de panic sont les plus abondantes, mais leur fréquence de rencontre est faible (moins de 25 %). Par contre, les graines de scirpes et de potamots sont assez peu abondantes mais se rencontrent dans 60 à 85 % des cas (pour *Potamogeton pusillus* et *Scirpus litoralis* respectivement) : ces espèces semblent représenter la nourriture type pour laquelle les sarcelles sont adaptées. Elles définissent, par leur dimension moyenne (1,2-2,6 mm) le cadre de spécialisation alimentaire à l'intérieur duquel les sarcelles prélèvent l'essentiel de leur nourriture végétale. Les petites oogones de Characées et les grosses graines de riz et de panic ne sont prises que dans certains cas favorables et sont alors prélevées en quantités considérables. Les proies animales sont toutes plus grandes que ces graines types, sauf les ostracodes. Elles font l'objet d'une sélection particulière et leur fréquence de rencontre laisse penser que les sarcelles ne les prennent pas par hasard, mais y trouvent des éléments indispensables à leur nutrition.

Les sarcelles d'hiver exploitent les mêmes lieux de nourriture que les colverts *Anas platyrhynchos*, les sarcelles d'été *A. querquedula* et les souchets *A. clypeata*. Mais d'un point de vue alimentaire, leur isolement écologique est assuré : en effet, les colverts prélèvent des graines généralement beaucoup plus grosses ; les sarcelles d'été ont leur période d'abondance maximale avant ou après les grandes concentrations hivernales des sarcelles d'hiver, et les souchets ont un comportement alimentaire tout à fait différent (ils ne filtrent pas ou peu la vase du fond). La compétition alimentaire peut donc être considérée comme nulle pour les sarcelles d'hiver en dehors de la période de reproduction.

I. — Introduction

La connaissance du régime alimentaire d'une espèce pendant une phase de son cycle annuel est un élément déterminant dans la définition de sa niche écologique, mais ne saurait être dissociée des aspects comportementaux par lesquels cette espèce est adaptée à certains milieux et à certains types de proies. Précédant une étude éthologique distincte, cette note vise à définir la valeur qualitative de la nourriture ingérée par les sarcelles d'hiver *Anas c. crecca* L. pendant leur période d'hivernage en Camargue (août à mars) et à évaluer l'importance relative que revêtent les différents

éléments de cette nourriture. Ainsi, compte tenu des ressources disponibles dans les lieux d'alimentation (TAMISIER 1971) pourrait-on savoir de quelle façon agit la sélectivité de ce canard dans son comportement alimentaire et connaître plus précisément la nature de ses proies préférées. A partir de ces éléments de base, l'évaluation rigoureuse des besoins quantitatifs journaliers n'est pas possible, mais les valeurs trouvées sur certains sujets, mises en parallèle avec quelques données de la littérature, permettent d'en faire une estimation approchée.

Cette étude porte sur un total de 313 analyses fournies par l'examen de 168 mâles, 138 femelles et 7 indéterminés. La distinction entre jeunes et adultes, d'après le développement de la glande de Fabricius, n'a pu donner de résultats satisfaisants pour l'interprétation des résultats : les variations de régime dues à l'âge se superposent en effet aux variations mensuelles et le trop petit



Pl. 1. — Lieux de provenance et nombres des sarcelles analysées.

nombre d'individus dans chaque catégorie empêche de déceler l'action séparée des deux paramètres.

Tous ces contenus stomacaux proviennent de sarcelles tuées en Camargue pendant les saisons de chasse 1964-65 et 1965-66 (15 août-31 mars). Le nombre d'individus examinés, la diversité de leur provenance (Pl. 1) et l'étalement dans le temps des récoltes confèrent une valeur satisfaisante à l'échantillonnage.

Les sarcelles se nourrissent principalement de nuit pendant leur hivernage et la durée du transit stomacal est courte : la majorité des analyses ont donc été faites sur des individus tués le matin. Mais ceux tués tard dans la matinée n'ont souvent pas davantage de nourriture dans leur gésier que ceux tués le soir.

II. — Méthodologie

Après avoir pesé chaque sarcelle et extrait la totalité du tube digestif selon les techniques préconisées par OLNEY (1957), j'ai séparé et conservé dans l'alcool à 40 % :

- le jabot et l'estomac glandulaire (ventricule succenturié),
- le gésier,
- le gros intestin (compris entre l'abouchement des caeca et le cloaque).

Ces prélèvements sont effectués quelques heures (exceptionnellement 36 heures) après la mort du canard. Les pertes dues à une décomposition rapide de la nourriture (KOERSVELD 1950) sous l'action des sucs digestifs sont ainsi réduites dans une large mesure.

Analyses

a) *Jabot + estomac glandulaire, gésier.*

Le contenu du jabot + estomac glandulaire, est analysé distinctement de celui du gésier de façon à savoir dans quelle mesure la composition qualitative du contenu stomacal seul peut donner une représentation fidèle du régime alimentaire global. Il faut préciser aussi qu'une différence entre les deux peut résulter théoriquement d'une alimentation différentielle selon les heures de la nuit et que le contenu du jabot, correspondant à la nourriture prise peu avant le jour, peut de ce seul fait, différer du contenu stomacal ingéré la veille au soir ou pendant la nuit.

Passé sur papier filtre et pesé (poids humide), chaque contenu est analysé : nombre et nature des proies sont notés. Les proies animales, souvent impossibles à déterminer jusqu'à l'espèce, le sont généralement jusqu'au genre, parfois à la famille. Par contre, les proies végétales, presque exclusivement représentées par les graines, sont pour la plupart identifiées jusqu'à l'espèce (exception : les oogones de Characées et les graines de *Naias* sp. seulement distinguées en petites et grandes, les graines de renoncules et dans certains cas celles de Salsolacées, surtout *Suaeda* sp. et *Salicornia* sp.). Les parties végétatives sont éventuellement notées, mais rarement déterminées. Enfin, j'ai compté le nombre, la nature et la taille des cailloux (« grit »), ainsi que les grains de plomb. L'ensemble du contenu (jabot, estomac glandulaire et gésier), placé à l'étuve à 70-80° pendant 24 heures environ permet ensuite de calculer son poids sec. Ces mesures (poids humide et poids sec) ont été choisies pour la simplicité de leur calcul et surtout pour les comparaisons qu'elles permettent d'effectuer. Le poids sec est, de surcroît, une valeur absolue sûre (poids constant) quand il est obtenu par dessiccation à ces faibles températures et facilite l'intégration des données obtenues dans une étude dynamique de l'écosystème.

Après avoir été notées séparément, les analyses du jabot + estomac glandulaire et celles du gésier sont regroupées ; chaque sarcelle est ainsi représentée par une seule liste de proies. Les nombres de graines trouvées dans toutes les sarcelles d'une période considérée (un mois, deux mois, toute la saison etc...) sont ensuite ajoutés les uns aux autres par espèce et transformés en poids sec d'après les valeurs indiquées précédemment (TAMISIER 1971). A partir de ces poids secs, sont finalement calculées : 1) la composition qualitative du régime alimentaire, 2) la valeur quantitative moyenne de nourriture (graines) contenue dans une sarcelle (en divisant le total par le nombre d'individus envisagés).

Les parties végétatives (négligeables) et les proies animales (beaucoup plus importantes) ne sont pas prises en considération dans ces calculs pondéraux : en effet, on ne peut pas comparer des poids secs de mollusques (qui correspondent essentiellement au poids de la coquille) ou de larves de chironomides (dont le poids sec est dérisoire) avec des poids secs de graines. La comparaison de leurs volumes ne serait pas beaucoup plus significative. De ce fait, toutes les proies animales sont représentées ici seulement

sous forme de nombres et de fréquence dont l'exploitation pourra révéler le rôle qu'elles jouent dans la nutrition des sarcelles. Mais il demeure certain que de telles analyses de régime alimentaire ne peuvent se contenter, pour être complètes, de données numériques, pondérales ou volumétriques. La connaissance des valeurs caloriques et de la composition en éléments minéraux des différents constituants de ce régime est une suite logique et nécessaire à ce premier examen. Elle fera l'objet d'études ultérieures et permettra en particulier de définir plus précisément le rôle joué par les proies animales et les éléments inorganiques dans la nutrition des sarcelles aux différentes périodes de l'année.

b) *Gros intestin.*

L'analyse de cette partie distale du tube digestif permet d'évaluer la nature, l'abondance et la fréquence des proies ingérées qui ne sont pas assimilées. On peut en effet estimer que ce gros intestin, dont la longueur n'excède pas 3 cm chez les sarcelles, n'a qu'une fonction d'absorption très réduite, sinon nulle.

III. — Résultats bruts

Les résultats sont analysés sous plusieurs aspects (% , fréquence, abondance), les proies végétales, les proies animales et les éléments inorganiques étant traités successivement. Ces résultats fournissent des « valeurs brutes » qui sont présentées dans ce chapitre. Mais ces valeurs doivent être interprétées car elles sont faussées par l'action de certains paramètres. Seule cette interprétation, qui fait l'objet du chapitre IV, permet de définir la nature du régime alimentaire des sarcelles d'hiver.

1. — Nourriture végétale.

Les parties végétatives étant réduites à des quantités négligeables, la nourriture végétale est essentiellement constituée de graines.

A) COMPOSITION QUALITATIVE.

a) *Variations mensuelles.*

Pour l'ensemble de la saison hivernale (Pl. 2, A ; Tab. 1), la nourriture végétale des sarcelles (mâles et femelles) est faite en

TABLEAU 1

Poids sec des différentes espèces de graines, en % du poids total de graines

date (mois) n. d'analyses	Avr. 25	Sept. 31	Oct. 12	Nov. 28	Déc. 38	Jan. 37	Fév. 79	Mars 63	Moyenne 313
Petites Characées	13,6	7,5	21,4	1,7		0,2	13,8	25,1	10,4
Grandes Characées	48,5	43,0		0,2		5,9	0,9	0,2	12,3
<i>Ranunculus</i> sp.						0,1		0,2	0,1
<i>Myriophyllum</i> sp.	1,9	7,2	0,2	0,1				1,9	1,4
<i>Obione portulacoides</i> ...						0,1	0,3	0,1	0,1
<i>Atriplex hastata</i>				0,2		0,1			—
<i>Kochia hirsuta</i>					0,6				0,1
<i>Salicornia fruticosa</i>				0,1	8,8	0,7		0,5	1,3
<i>S. herbacea</i>									
<i>Arthrocnemum glaucum</i> ..			0,9	0,2	0,2	0,2	0,2	0,1	0,2
<i>Salicornia</i> sp.				0,1	2,4	0,1	0,7	0,1	0,4
Petites <i>Suaeda</i> sp.						39,6			5,0
Grandes <i>Suaeda</i> sp.				32,3	14,0	2,7	3,9	0,4	6,7
<i>Suaeda fruticosa</i>					2,2				0,3
<i>Potamogeton pectinatus</i> ...	0,4	1,5	0,7	0,2	0,1	0,1	1,1	0,6	0,6
<i>P. pusillus</i>	0,1	1,9	0,1	1,6	0,1	0,1	1,1	1,2	2,5
<i>Potamogeton</i> (débris) ...		1,7					0,3		0,3
<i>Ruppia maritima</i>	5,1	2,1			1,3	2,5	4,2	16,1	4,0
<i>Zannichelia</i> sp.			0,3		0,5	0,1	0,7	0,1	0,2
Petites <i>Naias</i> sp.			0,8	3,5	8,6	2,7	0,6		3,0
Grandes <i>Naias</i> sp.			7,7	0,4	4,2	0,4			0,6
<i>Eleocharis palustris</i>		0,4	0,1	0,5	0,1	1,4	2,3	3,8	1,0
<i>Scirpus maritimus</i>		0,2	0,6	0,5	2,2	2,2	12,0	15,3	4,1
<i>Sc. lacustris</i>	1,2	4,6	3,1	0,2	1,0	1,1	3,0	7,3	2,7
<i>Sc. litoralis</i>	29,1	29,5	2,9	0,5	0,8	5,4	30,7	22,9	15,2
<i>Sc. mucronatus</i>			0,1	1,9	1,6	0,9	1,7	2,7	1,1
<i>Scirpus</i> sp.		0,6			0,1	0,4	0,4	1,2	0,3
<i>Oriza sativa</i>			56,5	32,1	23,1	24,1	13,9		18,7
<i>Panicum crus-galli</i>			4,6	23,5	24,4	4,3	0,1		7,1

moyenne d'un quart d'oogones de Characées, d'un quart de graines de Cypéracées et d'un quart de graines de riz *Oriza sativa* et de panic *Panicum crus-galli* (1), le dernier quart étant composé surtout de graines de Salsolacées, avec en plus des graines de potamots, de ruppias et de myriophylles. La variation mensuelle de ce régime indique (Pl. 2, B) la forte prédominance des graines de riz et de panic, ainsi que de différentes Salsolacées depuis le

1) Ces deux espèces sont associées ici car elles correspondent à la flore « artificielle » des rizières et se rencontrent seulement dans ces milieux cultureux.

TABLEAU 2

Poids sec des différentes espèces de graines, en % de poids total de graines

Mâles									
date (mois) n. d'analyses	Août 13	Sept. 18	Oct. 17	Nov. 17	Déc. 20	Jan. 20	Fév. 38	Mars 35	Moyenne 168
Pet. Characées	6,7	9,0	38,4	2,7		0,3	28,0	39,0	15,5
Grd. Characées	64,0	49,4		0,2		10,3	1,8	0,3	15,7
<i>Ranunculus</i> sp.						0,1			—
<i>Myriophyllum</i> sp.	0,6	4,1	0,2	0,1				2,2	0,9
<i>Obione portulacoides</i> ..							0,1		
<i>Atriplex hastata</i>									
<i>Kochia hirsuta</i>					0,9				0,1
<i>Salicornia fruticosa</i> ...				0,1	12,2	0,2		0,6	1,6
<i>S. herbacea</i>									
<i>Arthrocnemum glaucum</i>				0,3	0,2	0,2	0,4		0,1
<i>Salicornia</i> sp.				0,1	4,1			0,1	0,5
Pet. <i>Suaeda</i> sp.						65,8			8,2
Grd. <i>Suaeda</i> sp.				21,1	22,5		1,1	0,4	5,6
<i>Suaeda fruticosa</i>					3,7				0,5
<i>Potamogeton pectinatus</i>	0,2	1,6	1,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,6	0,5
<i>P. pusillus</i>	0,1	2,6		1,3	1,9	2,9	15,2	1,0	3,1
<i>Potamogeton</i> (débris) ..		0,8					0,7		0,2
<i>Ruppia maritima</i>	6,8	1,2			2,1	3,8	4,1	9,7	3,5
<i>Zannichelia</i> sp.					0,5	0,1		0,1	0,1
Pet. <i>Naïas</i> sp.			0,9	5,1	2,3	0,6	0,5		1,2
Grd. <i>Naïas</i> sp.				0,3	3,3				0,5
<i>Eleocharis palustris</i> ...				0,8		1,6	2,8	5,3	1,3
<i>Scirpus maritimus</i>		0,3		0,7	0,2	2,6	14,0	17,2	4,4
<i>Sc. lacustris</i>	0,6	5,3	4,4	0,2	0,5	1,5	3,7	4,5	2,6
<i>Sc. litoralis</i>	21,1	25,4	4,1	0,7	1,0	6,4	25,4	15,6	12,5
<i>Scirpus mucronatus</i> ...		0,3		1,6	1,3	0,5	2,2	3,3	1,2
<i>Oriza sativa</i>			50,9	35,0	7,2	0,2			11,7
<i>Panicum crus-galli</i> ...				29,4	34,8	2,7			8,4
Femelles									
n. d'analyses	6	12	5	11	18	17	41	28	138
Pet. Characées	4,1	4,0	0,4					0,3	1,1
Grd. Characées		33,1					0,1		4,2
<i>Ranunculus</i> sp.					0,1			0,5	0,1
<i>Myriophyllum</i> sp.	14,4	16,3	0,1					1,6	4,1
<i>Obione portulacoides</i> ..				0,1	0,1		0,5		0,1
<i>Atriplex hastata</i>				0,6					0,1
<i>Salicornia fruticosa</i> ...					3,6	1,6			0,7
<i>S. herbacea</i>			0,6						0,1
<i>Arthrocnemum glaucum</i>				0,1	0,1	0,3			0,1
<i>Salicornia</i> sp.						0,1	1,4		0,2
Grd. <i>Suaeda</i> sp.				52,5	1,6	6,8	6,6	0,5	8,4

TABLEAU 2 (suite)

date (mois) n. d'analyses	Femelles								Moyenne
	Août	Sept.	Oct.	Nov.	Déc.	Jan.	Fév.	Mars	
<i>Potamogeton pectinatus</i>		1,3	0,1	0,5			2,0	0,6	0,6
<i>P. pusillus</i>	0,7	0,3	0,1	2,2	4,3	4,7	2,9	1,6	2,1
<i>Potamogeton</i> (débris) . .		4,3							0,5
<i>Ruppia maritima</i>		4,8				2,9	4,5	27,9	5,0
<i>Zannichellia</i> sp.		0,3	0,6		0,4		1,3		0,3
<i>Pet. Naias</i> sp.			18,2	0,6	18,2	6,8	0,7		5,5
<i>Grd. Naias</i> sp.				0,4	5,1	1,0			0,8
<i>Eleocharis palustris</i> . . .		0,5	0,1		0,1	1,2	1,8	1,0	0,6
<i>Scirpus maritimus</i>			1,3	0,2	5,5	1,4	10,2	12,4	3,9
<i>Sc. lacustris</i>	5,5	3,7	1,6	0,3	1,9	0,4	2,7	12,7	3,6
<i>Sc. litoralis</i>	75,3	30,2	1,6	0,4	0,5	3,9	35,8	36,2	23,0
<i>Sc. mucronatus</i>			0,1	2,5	2,6	1,6	1,2	1,8	1,8
<i>Oriza sativa</i>			64,8	27,3	47,0	59,9	27,3		28,3
<i>Panicum crus-galli</i> . . .			10,5	12,4	9,0	6,6	0,3		4,9

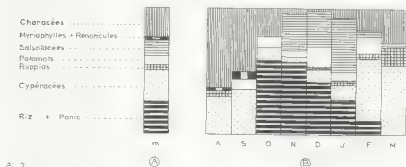
mois d'octobre jusqu'en janvier. Les ruppias sont consommées seulement en août et en mars, et les potamots de septembre à février.

L'analyse du régime alimentaire des mâles montre dans son ensemble (Pl. 3, Tab. 2) une importance plus grande des Characées (31 % du total) et une moindre importance des graines de riz et de panic (20 %). La variation mensuelle est du même ordre que précédemment. Les femelles (Pl. 3) diffèrent des mâles par l'absence des oogones de Characées, l'accroissement correspondant des Cypéracées et par la présence de très nombreuses graines de riz et de panic en janvier-février. Mâles et femelles semblent donc avoir des régimes alimentaires assez distincts, mais les analyses suivantes vont partiellement infirmer cette impression première.

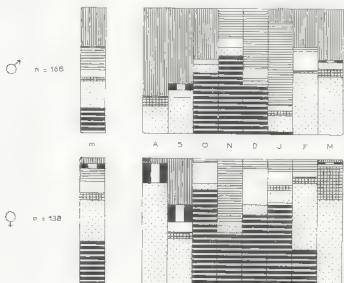
b) Variation géographique.

D'après la localisation des chasses d'où proviennent les sarcelles, j'ai défini deux zones, Ouest et Est, qui partagent la Camargue en deux surfaces à peu près identiques (Pl. 1). Cette zonation correspond à un découpage naturel lié à l'emplacement des lieux de remise et aux terrains de gagnage qui en dépendent (TAMISIER 1966 et

à paraître). Cela signifie que les sarcelles stationnant dans la zone Est par exemple se nourrissent dans ce secteur. Mais l'analyse des contenus stomacaux de ces sarcelles ne peut refléter ni la richesse ni la diversité des lieux de nourriture présents dans cette zone. Par contre, elle permet, par comparaison avec l'analyse des



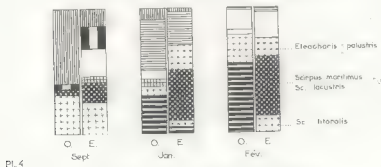
Pl. 2



Pl. 3

Pl. 2. — Régime alimentaire des sarcelles (graines seulement) en pourcentage du poids sec total d'après 313 analyses. A : moyenne annuelle. B : variation mensuelle.

Pl. 3. — Régime alimentaire des mâles et des femelles.
Moyennes annuelles et variations mensuelles.
Même légende que pour la Pl. 2.



Pl. 4. — Différences de régime alimentaire entre les sarcelles des secteurs Ouest et Est de Camargue.

contenus stomacaux de l'autre secteur, d'évaluer les différences les plus importantes dans la composition floristique des milieux exploités. Ainsi (Pl. 4) pour les mois de septembre, janvier et février, le régime alimentaire des sarcelles stationnant dans la zone Est, présente une abondance remarquable de graines de Cypéracées (surtout *Scirpus lacustris*, *Sc. maritimus* et *Eleocharis palustris*). Celui des sarcelles stationnant dans la zone Ouest est caractérisé par des oogones de Characées, en septembre, des graines de Salso-lacées, de riz et de panic en janvier, et à nouveau par du riz et du panic en février. Mais comme précédemment, ces différences exigent une interprétation plus poussée avant de pouvoir être affirmée.

B) FRÉQUENCE.

La fréquence de rencontre d'une espèce de graine donnée, (qui correspond au pourcentage du nombre de sarcelles ayant consommé au moins un exemplaire de cette espèce sur le nombre total de sarcelles du groupe envisagé) indique le mode de distribution de chaque espèce de graines parmi les sarcelles. Ainsi (Pl. 5, Tab. 3), pour les familles ou espèces les plus intéressantes et pour l'ensemble de la saison hivernale, sont calculées ces fréquences de rencontre, figurées en regard du pourcentage du poids total. Par exemple, les oogones de Characées qui représentent 31 % du poids total de nourriture des mâles, sont représentées dans 27 % des cas. Chez les femelles, ce pourcentage du poids est seulement de 5 % avec une fréquence proche de celle des mâles (19 %). De façon générale,

TABLEAU 3

Abondance (en % du poids sec) et fréquence
des principales espèces ou familles de graines

		Chara.	Myrioph. + Ranunc.	Salsol.	Pol. pusil.	Ruppia	Sc. marit.	Sc. lac.	Sc. lit.	Oriza sat.	Panicum
♂	% F.	34,2 27	0,9 29	16,7 35	3,1 57	3,5 26	4,4 43	2,6 45	12,5 84	11,7 10	8,4 9
♀	% F.	5,3 20	4,2 30	9,8 45	2,1 62	5,0 22	3,9 43	3,6 49	23,0 81	28,3 12	4,9 13

on peut voir que les deux sexes se distinguent par des pourcentages de poids pour certaines espèces (Characées, Salsolacées, *Scirpus litoralis*, *Oriza sativa*), mais très peu par les fréquences. Certaines espèces pondéralement très importantes, ont des fréquences extrêmement faibles (Characées, riz). Inversement, les graines de myriophylles, de *Potamogeton pusillus*, de *Scirpus maritimus* et *Sc. lacustris* se rencontrent très souvent, mais leur poids est faible par rapport au total. Enfin les graines de Salsolacées (principalement *Suaeda* sp. de grandes et petites tailles) et surtout celles de *Scirpus litoralis* ont des fréquences élevées et représentent un pourcentage important du poids total. Il apparaît donc nécessaire de garder à l'esprit cette dualité de paramètres.

C) ABONDANCE.

Les valeurs pondérales, exprimées en pourcentage, ne tiennent pas compte du poids réel de chaque espèce ou chaque famille dans les contenus stomacaux. Exprimée en poids, l'abondance effective des familles de graines les plus importantes et leur distribution dans le temps montrent (Pl. 6, Tab. 4) que les espèces les plus abondantes à un moment donné ne figurent que pendant un, deux ou trois mois et sont absentes les autres mois. A l'inverse les potamots et scirpes sont peu abondants mais présents pendant les huit mois de la saison d'hivernage et de façon à peu près égale pour les deux sexes. Cela leur confère une importance d'un ordre nouveau. Mais il faut noter que les espèces ici les plus abondantes (Characées, riz et panic) n'ont pas une fréquence de rencontre

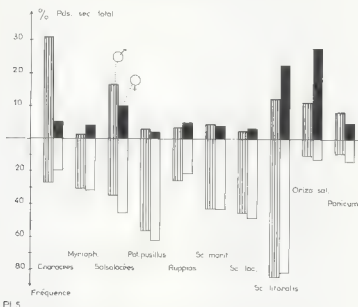
élevée : peu de sarcelles qui recèlent des graines de ces espèces dans leur gésier en ont de très grandes quantités. Ainsi chez les mâles, pour 168 sujets examinés, 45 présentent des oogones de Characées, mais les 7 sarcelles, parmi ces 45, qui en contenaient le plus, représentent 91 % du total : une seule en avait 113.000, principalement dans le jabot ! C'est dire qu'un très petit nombre de sarcelles suffit pour donner aux Characées une importance plus grande que réelle. Dans ces conditions, il n'est pas surprenant que les différences entre les poids de ces oogones trouvées chez les mâles et les femelles ne soient pas significatives en août, en septembre et en octobre ($\alpha < 0,05$). Il en est de même pour les Salsolacées (5 sarcelles mâles contiennent 98 % du poids total trouvé chez les mâles, et 6 femelles contiennent 90 % du poids total trouvé chez les femelles), et pour les graines de riz et de panic (5 mâles contiennent 75 %, 7 femelles contiennent 79 %). Dans ce dernier cas, seulement deux femelles en janvier et une seule en février recelaient la totalité des graines de riz trouvées.

Enfin, si l'on examine le poids moyen des contenus stomacaux des sarcelles provenant des deux secteurs Est et Ouest de la Camar-

TABLEAU 4

Abondance pondérale des différentes familles de graines. Variations mensuelles pour les 2 sexes séparément. Les nombres indiquent le poids sec (g.) moyen pour une sarcelle $\times 100$

	Sexe	Août	Sept.	Oct.	Nov.	Déc.	Jan.	Fév.	Mars
Characées	♂	59,39	29,78	48,38	4,15		5,51	5,66	7,86
	♀	0,99	11,46	0,56				0,02	0,04
Salsolacées	♂				30,88	48,73	34,42	0,31	0,22
	♀			0,85	64,38	4,10	3,61	1,62	0,07
Potamées	♂	5,96	3,17	2,52	2,00	5,02	3,59	3,82	2,28
	♀	0,17	3,40	1,13	3,27	3,76	3,12	2,04	4,20
Cypéracées	♂	18,22	15,95	10,71	5,72	3,28	6,55	9,14	9,18
	♀	19,39	11,07	6,63	4,11	8,48	3,85	9,97	9,41
<i>Oriza sativa</i> et <i>Panicum crus-galli</i>	♂			65,26	99,82	51,89	1,81	0,10	
	♀			31,85	49,24	63,44	30,47	5,38	



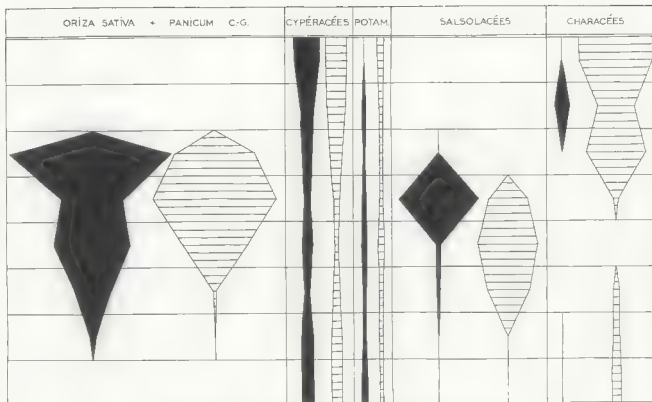
Pl. 5. — Importance relative des différentes espèces de graines selon leur poids sec (en pourcentage du poids total) et leur fréquence de rencontre. Analyse séparée des mâles et des femelles.

gue, on observe (Pl. 7) des différences très importantes autant qualitatives que quantitatives au long des trois mois considérés. Mais ces différences sont dues à quelques contenus stomacaux particulièrement abondants qui modifient sensiblement les poids moyens.

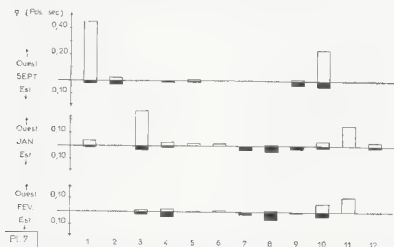
2. — Nourriture animale.

Il est communément admis que les sarcelles, comme la plupart des autres canards de surface (*Anatini*) ont une nourriture essentiellement animale pendant la période de reproduction, et surtout végétale en dehors de cette saison : ainsi, au début et à la fin de la période d'hivernage, c'est-à-dire en août-septembre-octobre et en février-mars, est-il habituel de rencontrer des proies animales en grand nombre dans les contenus stomacaux de ces canards. Ces variations sont toutefois moins perceptibles chez les sarcelles hivernant en Camargue. Les nombres moyens de proies animales dans les contenus stomacaux (Pl. 8) montrent une diminution

Pl. 6
AOUT
SEPT.
OCT.
NOV.
DEC.
JAN.
FEV.
MARS



Pl. 6. — Abondance relative des principales espèces ou familles de graines, selon les mois et les sexes (mâles en hachuré, femelles en noir).



Pl. 7. — Abondance relative des principales espèces ou familles de graines selon les secteurs (Ouest et Est) de Camargue. 1 : Characées. 2 : *Myriophyllum* sp. 3 : Salsolacées. 4 : *Potamogeton pusillus*. 5 : *Ruppia maritima*. 6 : *Najas* sp. 7 : *Eleocharis palustris*. 8 : *Scirpus maritimus*. 9 : *Sc. lacustris*. 10 : *Sc. litoralis*. 11 : *Oriza sativa*. 12 : *Panicum crus-galli*.

graduelle du début à la fin de l'hivernage, les écarts entre mâles et femelles n'étant vraisemblablement pas significatifs à cause des trop grandes variations individuelles. Dans ces chiffres, toutes les proies ont été regroupées. Elles sont en fait essentiellement constituées de :

	Nombre moyen de proies dans un contenu stomacal	
	mâles	femelles
— Mollusques (Physidés, Limnéidés, Hydrobildés et Planorbidés)	9,1	10,1
— Larves de Chironomides	33,9	28,6
— Ostracodes	11,8	17,5

Ces trois types de proies représentent en nombre 89 et 83 % de la totalité des proies animales prises respectivement par les mâles et les femelles. Le reste est surtout constitué de crustacés (Amphipodes : *Gammarus pulex*), d'insectes et de larves ou pupes de

diptères (non chironomides) et de coléoptères (cf. Tab. 5). Pour chacune de ces catégories de proies, les variations du nombre des captures selon les mois et selon les sexes sont extrêmement irrégulières

TABLEAU 5

Variation mensuelle du nombre des principales proies animales capturées par les mâles et les femelles (nombre moyen pour un individu)

MALES								
	Août	Sept.	Oct.	Nov.	Déc.	Jan.	Fév.	Mars
<i>Physa</i> sp.		8	2	7	9			
<i>Limnea</i> sp.					1			
<i>Hydrobia</i> sp.	1	1		12	7			
<i>Planorbis</i> sp.		1		14			11	
Ostracodes	21	37				23	5	8
<i>Gammarus</i> sp.								
Larves Chironom.	7	10	46	121	2	19	50	16
Pupes Chironom.						2		1
Larve/pupe Diptère non Chironom.		4		4		24		
Autres larves Insecte		1		3	2	1	1	1
Divers					1			
Total Animal	29	73	48	161	22	69	67	26
FEMELLES								
<i>Physa</i> sp.	1		26	2	6	3		
<i>Limnea</i> sp.								
<i>Hydrobia</i> sp.		4				8		6
<i>Planorbis</i> sp.				4	5	16		
Ostracodes	27	23		54		27	1	8
<i>Gammarus</i> sp.			1				1	12
Larves Chironom.	75	24	60		52	9	1	8
Pupes Chironom.		33						
Larve/Pupe Diptère non Chironom.		2						
Autres larves d'Insectes	2	3	20		1	12	2	
Divers					1			
Total Animal	105	89	107	60	65	75	5	44

et ne permettent *a priori* aucune interprétation. Par contre l'analyse des fréquences de ces captures (Pl. 9, Tab. 6) montre les tendances générales : janvier et février se présentent comme les mois les plus pauvres, et ce sont eux qui ont très régulièrement les températures

TABLEAU 6

*Fréquence des proies animales selon les mois
pour les mâles et femelles ensemble*

	Août	Sept.	Oct.	Nov.	Déc.	Jan.	Fév.	Mars
F.	44	58	42	61	53	32	25	49

les plus basses en Camargue (HEURTEAUX 1969). On peut certainement rapprocher ces deux phénomènes, bien que la relation de cause à effet ne soit pas établie : les cycles d'abondance des invertébrés aquatiques en Camargue, encore inconnus de façon rigoureuse, apparaissent comme particulièrement irréguliers. De plus, on ignore si la capture des proie animales par les sarcelles pendant une phase donnée de leur hivernage correspond à un besoin précis en microéléments (cette hypothèse est souvent avancée, cf. OLNEY 1963 a) ou plus simplement à une plus grande disponibilité de ces proies. Mais il est vraisemblable que les proies animales ne sont pas prises au hasard : elles sont prélevées par les sarcelles comme des éléments de nourriture différents des graines. En effet, dans la plupart des cas (à l'exception des ostracodes) ces deux types de proies, animales et végétales, diffèrent tellement par leur taille, leur consistance, leur forme ou leur mobilité que leur identité grossière ne peut manquer d'être faite dès leur contact avec les lamelles sensibles du bec des sarcelles. En tout état de cause, si la comparaison des nombres, des proies ou des volumes de proies animales avec ceux des proies végétales ne peut donner des résultats pleinement satisfaisants, l'abondance et la fréquence des premières sont suffisantes pour montrer leur importance dans le régime alimentaire des sarcelles d'hiver (cf. *infra*).

3. — Éléments inorganiques.

Comme chez la majorité des oiseaux herbivores et surtout granivores, le gésier des sarcelles contient des petits cailloux, du sable et des débris coquilliers. La fonction première de ces éléments est

de permettre un broyage efficace des particules les plus dures du régime alimentaire, en particulier la cuticule des graines. La taille de ces cailloux semble variable selon le régime des espèces (MEINERTZHAGEN 1954). Parmi les Anatidés examinés en Camargue, on trouve généralement du sable fin chez les herbivores (chipeaux *Anas strepera*, silleurs *A. penelope* et nettes rousses *Netta rufina*) et du sable plus grossier ou des petits cailloux chez les granivores (sarcelles d'hiver par exemple). Les analyses faites par ANDERSON (1959) révèlent la même prédominance de sable chez les canards herbivores. Cette fonction mécanique peut également être assurée par les débris coquilliers prélevés sur le fond des marais ou provenant des coquilles de mollusques ingérés.

En plus de cela, ces cailloux et débris coquilliers constituent vraisemblablement un apport en éléments minéraux. Le fait ne semble pas avoir été démontré de façon formelle chez les canards, mais il l'a été chez d'autres oiseaux, en particulier chez les Gallinacés (MAC CANN 1961). Cet auteur a établi une relation entre l'abondance de ces oiseaux à l'échelle de plusieurs Etats nord-américains et la composition chimique des cailloux disponibles (et plus spécialement le rapport $\frac{\text{CO}^3 \text{Ca}}{\text{Mg}}$). Et s'il est vrai que ces éléments minéraux se trouvent également dans les proies animales, l'apport par les cailloux demeure peut-être primordial et mériterait des études approfondies chez les canards.

Pour les sarcelles analysées en Camargue, les cailloux et débris coquilliers sont comptés ou estimés dans chaque contenu stomacal et classés en deux tailles (0,5 à 1 mm et plus de 1 mm.). La présence d'éléments inférieurs à 0,5 mm est seulement notée : ce sable se trouve généralement en petites quantités (quelques dizaines de grains), mais un gésier en contenait 8 à 10.000 ! Dans presque tous les cas, il s'agit de grains de quartz. Ceux de taille supérieure (0,5 et 1 mm.) sont pour les 2/3 environ des grains de quartz et pour un tiers des débris coquilliers. D'après STOLLBERG (1950), le gésier des canards de surface du Wisconsin contient essentiellement des débris coquilliers et très peu de cailloux alors que leur régime alimentaire est principalement constitué, comme ici, de graines. Ces débris coquilliers semblent provenir des mollusques que les canards ont ingérés, l'absence relative de cailloux pouvant être due à leur moins grande disponibilité dans les lieux de nourriture exploités.

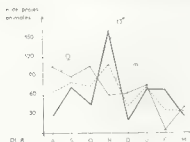
TABLEAU 7

Variation mensuelle du nombre moyen de cailloux dans un contenu stomacal

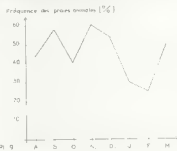
	Taille	Août	Sept.	Oct.	Nov.	Déc.	Jan.	Fév.	Mars	m
♂	0,5-1,0 mm	20	30	22	74	90	68	69	80	56,6
	> 1,0 mm	7	3	2	17	42	28	23	8	16,2
♀	0,5-1,0 mm	20	52	70	91	112	59	46	48	62,3
	> 1,0 mm	21	18	10	10	38	31	19	6	19,1

On compte globalement 30 % de cailloux et débris coquilliers d'une taille supérieure à 1 mm et 70 % d'éléments compris entre 0,5 et 1 mm. Ce pourcentage et le nombre de ces cailloux varient au cours des mois (Pl. 10, Tab. 7). Il est surtout intéressant de noter une inversion dans le rapport des nombres trouvés chez les deux sexes entre le début et la fin de la saison, les femelles ayant beaucoup plus de cailloux en août, septembre et octobre (mais ces différences ne sont pas significatives, $\alpha < 0,05$) et légèrement moins en février-mars. Il me paraît vraisemblable que ces variations soient dues à des besoins différentiels en éléments minéraux, plutôt que liées à des modifications du régime alimentaire nécessitant une forme de broyage mécanique différente, et par conséquent des cailloux de taille différente. Par contre les variations mensuelles du nombre de ces cailloux (Pl. 11) sont en relation directe avec la nature du régime alimentaire (*cf. infra*). Pour simplifier les données, tous les cailloux et débris coquilliers ont été additionnés, ceux de taille supérieure à 1 mm étant arbitrairement comptabilisés comme 3 de taille inférieure. Les différences de ces variations sont alors significatives d'un mois à l'autre sauf en février (mais elles le sont de janvier à mars). Quels que soient ces nombres, la fréquence de rencontre des cailloux et débris coquilliers est particulièrement élevée, surtout pendant les mois de plus grande abondance réelle :

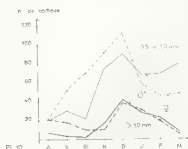
	Août	Sept.	Oct.	Nov.	Déc.	Jan.	Fév.	Mars
Taille : 1 mm	92	87	100	100	100	97	97	97
Taille comprise entre : 0,5 et 1 mm	24	?	33	68	74	54	51	59



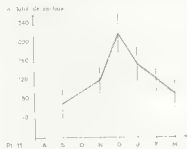
Pl. 8



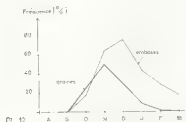
Pl. 9



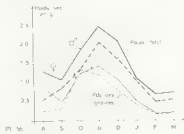
Pl. 10



Pl. 11



Pl. 12



Pl. 16

Pl. 8. — Variation mensuelle des nombres moyens de proies animales trouvées dans chaque sarcelle.

Pl. 9. — Fréquence de rencontre des proies animales dans les sarcelles analysées.

Pl. 10. — Variation mensuelle des nombres de cailloux trouvés dans le gésier des sarcelles.

Pl. 11. — Variation des nombres totaux de cailloux trouvés dans le gésier des sarcelles. Ceux dont la taille est comprise entre 0,5 et 1,0 mm sont comptabilisés comme 3 de taille > 1 mm. Les données des 3 premiers mois sont regroupées en une seule moyenne. Les différences sont toutes significatives (double trait) sauf en février, mais elles le sont de janvier à mars.

Pl. 12. — Fréquence de rencontre des grains de riz et des embases de ces grains.

Pl. 16. — Variation mensuelle des poids de nourriture totale ingérée et des graines entières chez les mâles et les femelles.

Les valeurs diffèrent sensiblement de celles données par JUNCA *et al.* (1962) : en moyenne 42 % d'éléments inorganiques pour 212 colverts *Anas platyrhynchos* de Louisiane. Elles témoignent en tous cas de la quasi-permanence de ces éléments dans le gésier des sarcelles. Mais les sarcelles n'en ayant pas du tout avaient par contre un contenu stomacal identique à celui des autres sarcelles, et les gésiers vides de nourriture (végétale ou animale) avaient tous des cailloux ou des débris coquilliers. Les nombres maximaux trouvés dans un contenu stomacal sont 190 de taille supérieure à 1 mm et 700 de taille comprise entre 0,5 et 1 mm.

Le fait de n'avoir trouvé qu'occasionnellement et en quantités minimales des éléments inorganiques dans le jabot ou l'estomac glandulaire signifie assez clairement que leur transit à ce niveau est rapide (MEINERTZHAGEN 1954, a noté la même chose), beaucoup plus que la nourriture proprement dite. L'hypothèse d'un stock initial peu ou pas renouvelé est infirmée par la variation mensuelle importante de ces cailloux. A partir de janvier, leur diminution implique une élimination et/ou une assimilation qui serait alors particulièrement importante, vu la rapidité de cette diminution. L'élimination partielle me paraît être une solution vraisemblable bien que la rencontre de cailloux ou de débris coquilliers dans le gros intestin soit rare. Mais ceci peut s'expliquer, comme au niveau du jabot, par une grande rapidité de transit. L'assimilation intervient également dans ce processus, fournissant l'apport sans doute indispensable en éléments minéraux. Chez les Lagopèdes (Tétraonidés), cette assimilation paraît totale : sur 56 fèces analysées, MEINERTZHAGEN (1954) n'a trouvé aucune trace de cailloux qui sont pourtant nombreux dans le gésier de cette espèce.

FORMES DE REMPLACEMENT.

a) *Les plombs de chasse.*

Les plombs de chasse, avalés en même temps que la nourriture, constituent une forme classique de remplacement des cailloux pour les canards (WETMORE 1919 *in* BELLROSE 1959). Ils provoquent une intoxication appelée saturnisme et représentent un facteur de mortalité parfois important (BELLROSE 1959). Dans le cas présent, 29 sarcelles (13 mâles et 16 femelles) recelaient au moins un plomb dans leur gésier (en moyenne 2,6 ; maximum 21) ce qui représente un pourcentage assez élevé : 8 % chez les mâles et 12 %

chez les femelles. D'après les données recueillies par radioscopie sur les sarcelles baguees en Camargue de 1957 à 1967, HOVETTE (*Alauda*, à paraître) a trouvé des pourcentages sensiblement plus faibles : 4,5 % chez les mâles ($n = 14.954$) et 4,9 % chez les femelles ($n = 13.067$). La nature de l'échantillonnage diffère dans les deux analyses, puisque dans le premier cas, il s'agit de sarcelles tuées par les chasseurs et dans le second de sarcelles vivantes. Les différences de pourcentage obtenues semblent donc correspondre à une plus grande vulnérabilité à la chasse des individus déjà atteints de saturnisme. HOVETTE (à paraître) a déjà expliqué ce phénomène chez les colverts en Camargue.

b) *Les embases des graines de riz.*

Le point d'insertion des graines de riz sur leur axe est une partie sensiblement plus dure que le reste de la graine. Après broyage dans le gésier, il ne reste du fruit que cette embase de forme globalement tronconique et portant latéralement sur l'apex la cicatrice de l'axe détaché. Ses dimensions sont en moyenne de 0,7 mm de diamètre à la base et 0,8 à 1,0 mm de hauteur. Son apparition dans les contenus stomacaux est simultanée de celle des graines de riz (octobre) et l'on voit souvent ces embases porter encore une partie des glumes enveloppant la graine. Leur nombre à l'intérieur du gésier témoigne du nombre de graines effectivement ingérées depuis un certain temps, mais le fait qu'on les y trouve encore en janvier, février et mars alors que les rizières ne sont pratiquement plus exploitables comme lieux de nourriture (car asséchées depuis la fin décembre) implique que ces embases stationnent particulièrement longtemps à l'intérieur du gésier. De surcroît, leur fréquence de rencontre est très élevée et la courbe qui la représente (Pl. 12, Tab. 8) se trouve sensiblement décalée par rapport à celle des fréquences de graines de riz. Il y a véritablement accumulation de ces embases dans le gésier où leur nombre moyen varie d'octobre

TABLEAU III

Fréquence comparée des graines de riz et de leurs embases

	Août	Sept.	Oct.	Nov.	Déc.	Jan.	Fév.	Mars
Grains de riz	0	0	25	50	29	8	1	0
Embases ...	0	0	17	64	76	43	28	17

à mars à peu près comme les fréquences, le nombre maximal rencontré dans un seul gésier étant de 475 en décembre :

	Oct.	Nov.	Déc.	Jan.	Fév.	Mars
n	7	65	51	17	6	1

Il ne fait aucun doute que ces embases constituent une forme de remplacement des cailloux facilitant la désintégration mécanique de la nourriture ingérée par les sarcelles. Le même phénomène semble se retrouver chez les colverts en Camargue (HOVETTE, inédit).

4. — Contenu du gros intestin.

Le contenu du gros intestin a été examiné sur 90 individus. Rarement vide, cette partie du tube digestif est la plupart du temps remplie d'un liquide épais, homogène, de couleur rose. Dans 17 cas (19 %) il y avait en outre quelques particules non assimilées : embases de riz, débris d'enveloppes de graines de riz et de panic, cuticules des graines de Cypéracées et de Salsolacées ainsi que des oogones de Characées et quelques graines intactes : *Potamogeton pusillus*, *Scirpus lacustris*, *Sc. maritimus*, *Sc. mucronatus*, débris de capsules céphaliques de larves d'insectes et enfin dans deux cas seulement, quelques grains de sable et un caillou de quartz de 1 mm de diamètre.

Il existe une relation entre la présence de tels débris non assimilés près du cloaque et l'abondance du contenu du jabot et du gésier. Dans certains cas, tout le tube digestif est rempli de chyme alimentaire et dans le cas d'une sarcelle littéralement « gavée » d'oogones de Characées, il est certain que les parties ingérées dépassaient largement les quantités assimilables dans le même temps : la partie terminale du tube digestif était à moitié pleine d'oogones intactes qui auraient été très vraisemblablement éliminées telles quelles. Ce fait est connu de longue date (cf. OLNEY 1963 a) et il est considéré comme une forme de dissémination possible pour les Characées. PROCTOR (1962) a en effet démontré que les oogones ayant ainsi effectué tout le transit intestinal conservaient néanmoins leur viabilité bien qu'ayant subi l'action des sucs digestifs. Il en est vraisemblablement de même pour les graines de Cypéracées retrouvées entières près du cloaque.

IV. — Définition du régime alimentaire

1. — *Représentativité de ces analyses pour définir le régime alimentaire.*

Pour de multiples raisons, l'analyse du contenu du jabot ou du gésier ne peut pas refléter exactement la totalité d'un régime alimentaire :

a) Il y a toujours dans les conditions naturelles, un certain temps de latence entre l'ingestion de la nourriture par le canard et le prélèvement par celui qui veut l'analyser. Pendant ce temps, une partie — et toujours la même — de la nourriture peut disparaître sous l'action du broyage mécanique et des sucs digestifs (KOERSVELD 1950).

b) La vitesse de transit n'est pas la même pour tous les aliments : on a vu que les cailloux traversent très vite jabot et estomac glandulaire. Il en est peut-être de même pour d'autres proies.

c) On ne peut pas exclure la possibilité d'une assimilation différentielle selon les heures de la journée. GIBB et HARTLEY (1957) insistent sur la nécessité de jumeler analyses stomacales et observations dans la nature. Ainsi en août et septembre, de même qu'à partir de janvier-février, les sarcelles chassent à vue de petits insectes aquatiques ou volants aux premières lueurs de l'aube, et presque uniquement à ces heures-là (TAMISIER, à paraître). Les individus tués le soir ou avant l'aube ne recèleront donc pas ces proies animales qui, en dépit de leur petit nombre, ont peut-être un rôle important dans le régime alimentaire.

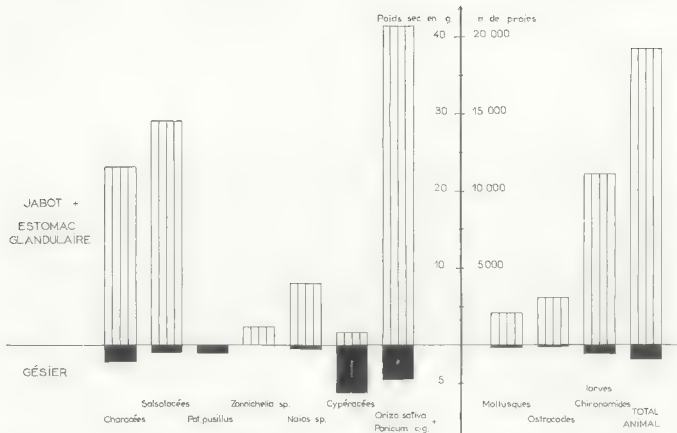
d) Pour les trois raisons précédentes, le contenu du gésier peut différer qualitativement du contenu du jabot et de l'estomac glandulaire. Or la plupart des études de régime alimentaire portent essentiellement sur le contenu stomacal. En effet, ou bien les autres parties ont été totalement négligées, ou bien elles constituent un faible pourcentage de la nourriture totale trouvée et leur puissance de représentation est considérablement amoindrie.

Pour tenter d'y remédier, l'on peut comparer la nature de la nourriture trouvée dans le jabot et l'estomac glandulaire d'une part, dans le gésier d'autre part. Parmi les 313 sarcelles analysées, 82 avaient au moins 1/10 de leur nourriture dans le jabot et l'estomac glandulaire. Les comparaisons vont porter sur ces 82 individus, et il s'avère que la majorité d'entre eux présente beaucoup plus

de nourriture « en amont » du gésier que dans le gésier proprement dit (en moyenne, deux fois plus, d'après les poids secs). Parmi eux, figurent tous les individus qui ont les plus grandes quantités de nourriture totale, en particulier ceux notés comme s'étant « gavés ». Et ces sarcelles ont basé l'essentiel de leur alimentation végétale (Pl. 13) sur les oogones de Characées et les graines de Salsolacées, de *Vaias* sp., de riz et de panic, c'est-à-dire précisément sur les seules espèces que l'on a trouvées en très grandes concentrations dans les analyses. Il semble donc que devant une source de nourriture localement très abondante, certains individus ingèrent des quantités considérables de graines qu'ils accumulent dans le jabot surtout (plus que dans l'estomac glandulaire), avant de les digérer. Par contre les graines de Potamogetonacées (*Potamogeton pectinatus*, *P. pusillus*, et *Ruppia maritima*) et de Cypéracées sont régulièrement plus abondantes dans le gésier. Ces graines, dont la distribution est vraisemblablement plus homogène dans les milieux où elles se trouvent, sont ingérées à intervalles de temps plus réguliers et ont un transit plus rapide jusqu'au gésier. Enfin, les oogones de Characées et les graines de Salsolacées, subissant au niveau du muscle stomacal une désintégration mécanique plus facile que les autres graines, disparaissent plus vite dans une mixture indéterminable.

Il en est de même pour les proies animales : d'une façon générale, leur abondance maximale dans le jabot et dans l'estomac glandulaire n'est pas concomitante avec les grandes concentrations de graines. Leur présence prolongée à ce niveau ne peut donc être due à une association avec elles. Cependant, comparées d'après leur nombre, elles y sont 20 fois plus abondantes et ceci se retrouve globalement dans tous les contenus analysés. Il est vraisemblable que leur broyage rapide dans le gésier, empêchant leur détermination, les fait échapper à l'analyse alors que dans le jabot et l'estomac glandulaire, elles demeurent parfaitement identifiables.

La présentation distincte des proies animales et végétales de ces deux parties du tube digestif révèle donc l'importance des différences et la nécessité de recourir aux deux pour obtenir une image aussi proche que possible du régime alimentaire : la seule analyse du contenu du jabot, qui à certains égards est plus représentatif que celui du gésier, ferait en effet sous-estimer grandement la place occupée par les graines de Potamogetonacées et de Cypéracées. Par contre l'analyse du gésier seul fait sous-



Pl. 13

Pl. 13. — Composition qualitative et quantitative du jabot + estomac glandulaire d'une part, du gésier d'autre part.

estimer considérablement les proies animales. Les résultats obtenus ne sont donc qu'une approche de la réalité puisqu'aucune des deux analyses n'est satisfaisante en soi et que leur juxtaposition ou leur sommation ne permettent sans doute pas d'obtenir une « moyenne » représentative. En effet le nombre de sarcelles ayant quelques aliments dans le jabot est faible (environ un quart du nombre total) et il correspond en grande partie aux individus « gavés » dont le régime alimentaire est, par sa composition, légèrement marginal. Ces individus recelant les plus grandes quantités de nourriture influent considérablement sur les moyennes qu'ils altèrent en partie.

2. — Importance réelle des différentes proies.

Les proies animales figurent dans presque la moitié des cas, mais en effectifs très faibles (Pl. 8 et 9). Elles sont essentiellement constituées de mollusques, de larves de chironomides et de quelques ostracodes. Les graines sont représentées par des nombres considérables et figurent dans toutes les analyses. Les parties végétatives des plantes (généralement des Characées) sont quantitativement négligeables. On peut donc représenter le régime alimentaire complet par les nombres de graines et de proies animales obtenues chaque mois, sans tenir compte des trop petites oogones de Characées trouvées sur quelques individus (Pl. 14) : les sarcelles d'hiver apparaissent comme franchement granivores d'octobre à janvier, mais sensiblement moins en août-septembre et en février-mars. Les proies animales constituent vraisemblablement un apport indispensable en protéines et en éléments minéraux, et cet apport est plus important au début ou à la fin de la saison, soit pour une simple raison de plus grande disponibilité, soit pour satisfaire à des besoins accrus ou différents des sarcelles. Le nombre maximal de proies animales rencontrées est de 3.400 larves de chironomides dans une sarcelle qui s'était sans doute nourrie sur un lieu où ces larves pullulent (1).

Parmi les graines, il convient d'établir les liens précis existant entre les valeurs d'abondance et de fréquence trouvées pour chaque espèce ou famille. En effet, les oogones de Characées et les graines de Salsolacées, de riz et de panic représentent, en pourcentage du total, l'essentiel de la nourriture ingérée par les sarcelles. Mais

1) Ces concentrations atteignent jusqu'à 20.000 à 30.000 larves par m² dans les eaux camarguaises (J. N. TOURENQ, com. orale).

dans la plupart des cas, cette abondance est liée à seulement quelques individus et la fréquence de rencontre de ces graines est faible (Pl. 5). On peut donc en déduire que leur rôle dans l'alimentation de l'ensemble de la population de sarcelles est beaucoup moins important qu'il ne paraît. Inversement les graines de *Potamogeton pusillus*, de *Scirpus maritimus*, *Sc. lacustris* et très spécialement celles de *Sc. litoralis* n'apparaissent jamais en nombres considérables mais sont très régulièrement présentes. Ce sont ces graines qui constituent, à mon sens et en raison de leur grande fréquence, l'alimentation de base des sarcelles, c'est-à-dire le type de nourriture pour lequel les sarcelles sont adaptées. Les autres espèces de graines représentent une forme marginale, bien que quantitativement importante : elles sont sélectionnées en grand nombre par certains individus, soit parce qu'elles se trouvent localement en grandes concentrations où les individus sont venus se nourrir (c'est le cas des herbiers denses de Characées), soit parce que leur poids unitaire est élevé et que leur abondance relative dans les milieux qui les contiennent rendent bénéfique leur sélection par les canards.

Les sarcelles ont donc pour se nourrir la possibilité de choisir les graines auxquelles elles sont adaptées (ici potamots et scirpes) et elles le font dans la plupart des cas. Mais elles ont également la possibilité de prendre préférentiellement d'autres graines (Characées, riz et panic) lorsque les conditions s'y prêtent : le choix est alors déterminé par un aspect énergétique puisque ces graines fournissent par leur abondance locale ou par leur poids unitaire, un apport nutritif plus important et plus facile. Ces graines ont un indice d'appétence plus élevé (VALVERDE 1964). Les sarcelles choisissant cette deuxième alternative sont en moyenne les sujets les plus lourds : ce sont donc plus souvent des mâles que des femelles, ce qui explique les différences observées entre le régime alimentaire des deux sexes tout au long de la saison d'hivernage.

3. — Comparaisons entre la nourriture prélevée et la nourriture disponible ou exploitable.

Les sarcelles s'alimentent essentiellement dans les eaux très peu profondes. Elles se trouvent donc intimement liées aux variations de niveau d'eau qui déplacent leurs terrains de gagnage. Ces variations sont liées elles-mêmes aux conditions climatiques saisonnières. Les sarcelles sont ainsi amenées à se nourrir sur des

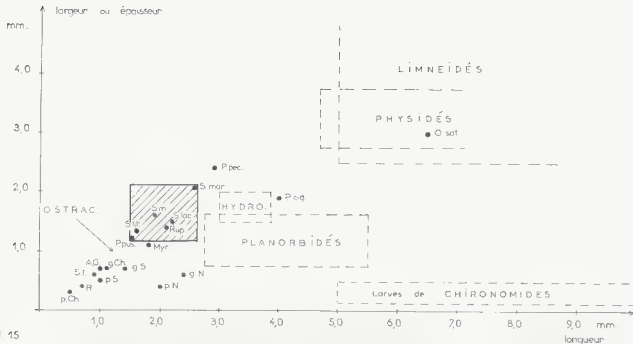
milieux différents selon les mois, et ces zones de gagnage se distinguent les unes des autres par la nature de leurs sols, par leur composition floristique, par la biomasse des graines qu'ils recèlent, etc... (TAMISIER 1971). Les différences mensuelles observées dans le régime alimentaire des sarcelles correspondent schématiquement à ces variations. En début de saison d'hivernage, les herbiers de Characées, les herbiers de potamots, certains marais à scirpes, les milieux caractérisés par l'association *Suaedo-Kochietum hirsutae* et les salines se trouvent en eau et sont donc disponibles. Les sarcelles y consomment surtout des graines de Characées, de scirpes et de ruppias. A partir de la mi-octobre, les rizières moissonnées et maintenues en eau offrent de nouveaux lieux de nourriture disponibles jusqu'à la fin décembre, ainsi que les grandes surfaces de « sansouires » inondées par les pluies d'automne. Les graines de riz, de panic et de Salsolacées trouvées en abondance dans les gésiers à cette époque témoignent de l'apparition de ces nouvelles ressources. Puis en fin de saison, après assèchement des rizières, subsistent, en tant que terrains de gagnage, la plupart des milieux naturels fournissant aux sarcelles des graines de Characées, de scirpes, de potamots et de ruppias. Cependant, un certain nombre d'espèces, présentes abondamment dans les milieux, ne figurent pas ou peu dans les contenus stomacaux : ainsi tous les marais à scirpes, disponibles pendant cinq à six mois de la saison d'hivernage, sont riches en graines de myriophylles et de renoncules qui représentent toujours plus de 30 % de leur biomasse de graines (en poids sec). Or les sarcelles n'en prélèvent que très peu puisque ces graines ne représentent que 1,5 % du poids sec de leur alimentation totale.

Egalement les sarcelles se nourrissent de graines de Salsolacées à partir de novembre seulement, alors que certaines bordures de *Suaedo-Kochietum hirsutae* sont en eau beaucoup plus tôt : il semble que dans ce cas, la trop grande dureté du sol, inondé depuis trop peu de temps, empêche l'alimentation normale des sarcelles sur ces milieux. En fin de saison d'hivernage, la majorité des bordures de cette association sont en eau mais ne servent pratiquement pas de lieux de nourriture, très vraisemblablement pour des raisons éthologiques : les sarcelles recherchent surtout à cette époque des zones à couvert végétal important et se répartissent préférentiellement dans les marais fermés et doux (TAMISIER 1970). Dans les rizières les graines de riz et de panic sont nombreuses bien que mentionnées en petit nombre seulement dans les analyses de bio-

masse de ces milieux à cause d'une décomposition rapide dans les prélèvements avant qu'ils ne soient analysés, et probablement aussi à cause de la technique d'échantillonnage moins bien adaptée à des graines de cette taille. Par contre les graines d'*Alisma plantago* qui sont abondantes dans les rizières sont pratiquement absentes du régime alimentaire des sarcelles : leur enveloppe très grande pour une partie centrale charnue réduite pourrait expliquer ce fait.

4. — Définition des critères de sélection de la nourriture.

Les éléments de la niche alimentaire incluent un certain nombre de facteurs physiques qui n'apparaissent pas directement dans cette étude mais lui sont sous-jacents : toutes les graines et proies animales prélevées — à de très rares exceptions près — sont palustres. Les sarcelles se nourrissent donc dans les milieux aquatiques et choisissent essentiellement les fonds meubles pour filtrer la boue humide avec leur bec et retenir les graines et autres proies qu'elle contient. Ce processus de filtration, caractéristique de la plupart des Anatidés, implique des conditions de maléabilité du sol qui sont une exigence fondamentale pour les sarcelles dans leur comportement de recherche de nourriture. Et leur spécificité alimentaire réside en premier lieu dans ces facteurs physiques. Pour se nourrir, les sarcelles ont donc d'abord besoin de fonds meubles inondés sous quelques centimètres d'eau. Dans les milieux où cette condition est requise, elles sélectionnent leur nourriture grâce à divers aspects comportementaux analysés ailleurs (TAMISIER, à paraître) et selon leurs propres caractéristiques anatomiques et morphologiques. Cette sélection est orientée en Camargue vers les graines de *Potamogeton pusillus* et de scirpes qui sont considérées comme le type de nourriture auquel les sarcelles sont adaptées. Les critères de sélection seront donc définis essentiellement d'après ces graines, peu anguleuses, toutes pourvues d'une paroi extérieure dure et dont les deux plus grandes dimensions oscillent entre 1,5-2,6 et 1,2-2,1 mm. Les oogones de Characées et les autres graines (riz, panic et Salsolacées) que l'on rencontre en très grandes quantités chez certains individus se trouvent nettement en dessous ou au-dessus de ces valeurs. Graphiquement (Pl. 15) cette discrimination par la taille apparaît clairement, le carré hachuré représentant le cadre de spécialisation alimentaire à l'intérieur duquel figurent les graines types de l'alimentation des sarcelles. Parmi



Pl. 15

Pl. 15. — Taille moyenne des différentes graines et des proies animales prises par les sarcelles d'hiver. Abréviations : A. g. = *Arthrocnemum glaucum*; g. Ch. = grandes oogones de Characées; g. N. = grandes graines de *Naias* sp.; g. S. = grandes *Suaeda* sp.; HYDRO. = Hydrobiidés; Myr. = *Myriophyllum* sp.; OSTRAC. = ostracodes; O. sat. = *Oriza sativa* (riz); p. Ch. = petites Characées; p. N. = petites *Naias* sp.; p. S. = petites *Suaeda* sp.; P. c-g. = *Panicum crus-galli* (panic); P. pec. = *Potamogeton pectinatus*; P. pus. = *P. pusillus*; R. = *Ranunculus* sp.; Rup. = *Ruppia maritima*; S. lac. = *Scirpus lacustris*; S. lit. = *Sc. litoralis*; S. mar. = *Sc. maritimus*.

elles, se trouvent celles de *Ruppia maritima* et de *Scirpus mucronatus* qui ne sont pourtant pas une source de nourriture importante : les graines de ruppias ne sont en vérité abondantes que dans les milieux saumâtres (*Suaedo-Kochietum hirsutae*) dont la biomasse est particulièrement faible, et dans les salines qui ne sont utilisées comme terrains de gagnage que de façon occasionnelle. Les graines de *Sc. mucronatus* rencontrées presque uniquement dans les rizières (où elles représentent environ 20 % de la biomasse totale) sont peu utilisées par les sarcelles vraisemblablement à cause de la présence dans ces mêmes rizières des graines de riz et de panic qui constituent une alimentation plus « rentable », bien que située en dehors du cadre de spécialisation. Il en est partiellement de même pour les graines d'*Alisma plantago*, nombreuses dans les rizières mais peu utilisées par les sarcelles.

Dans les plus petites tailles, les graines de Salsolacées (surtout *Suaeda maritima*) et les oogones de Characées sont sélectionnées en raison de leur abondance locale qui permet à certains individus d'en prélever rapidement de très grandes quantités.

Schématiquement représentées sur le même graphique (Pl. 15), les proies animales apparaissent avec des tailles nettement supérieures à celles des graines. Pour les quatre familles de mollusques, les tailles ont une distribution très large puisqu'elles recouvrent plusieurs espèces chacune et varient en fonction de l'âge des individus. Néanmoins la dimension moyenne de ces proies ainsi que celle des larves de chironomides (TOURENQ, comm. pers.) dépasse toujours très largement le cadre de spécialisation trouvé pour les graines. On peut sans doute en déduire que les proies animales sont sélectivement choisies et distinguées des graines de même taille par leur mobilité, sans quoi l'on rencontrerait dans les jabots des coquilles vides mais intactes de mollusques comme on en trouve dans le fond des marais.

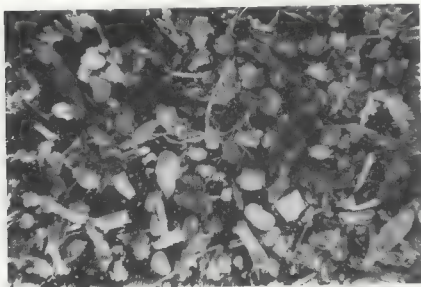
Les ostracodes sont par contre nettement plus petits. On a vu qu'ils sont assez régulièrement représentés dans les différents milieux mais constituent une proie peu importante pour les sarcelles où leur fréquence de rencontre est faible (11 %). Les autres proies animales non figurées sur la planche n'ont qu'une représentation infime dans le régime alimentaire. Leur taille est toujours supérieure à celle des graines régulièrement consommées.

Les sarcelles ont donc une très grande spécificité alimentaire dans la nature même de leurs lieux de nourriture. Cette spécificité

les amène à changer de terrains de gagnage chaque fois que les niveaux d'eau varient. FRITH (1959) observant le même phénomène avec la sarcelle grise *Anas gibberifrons* en Australie, en déduit que ce canard très proche des sarcelles d'hiver, possède de grandes facultés d'adaptation lui permettant d'exploiter très rapidement des milieux très divers aussitôt qu'ils sont disponibles. Mais à mon avis ces changements fréquents effectués par les sarcelles australiennes ou paléarctiques sont au contraire la conséquence de leur inféodation à un type très particulier de milieu, plutôt que le reflet de leur opportunisme.

Sur ces lieux d'alimentation, les sarcelles sélectionnent pratiquement toutes les graines dont la taille oscille entre 1,2 et 2,6 mm. Ce cadre de spécialisation est probablement défini par le degré d'écartement des deux mandibules pendant le processus de filtration : on sait en effet que chez les Anatidés comme chez les flamants (Phoenicoptéridés), le mouvement rythmé de la langue engendre une circulation d'eau entrant par l'apex du bec et sortant par les côtés, au travers de fines lamelles qui bordent les mandibules. L'ouverture du bec détermine donc la taille maximale des proies pouvant être ingérées, la distance interlamellaire et sans doute surtout la sensibilité de ces lamelles déterminant la taille minimale. Il est vraisemblable que la sélection des graines est de surcroît facilitée par leur densité qui diffère remarquablement de celle des particules organiques diverses contenues abondamment dans la boue des marais et que l'on ne rencontre presque jamais dans les contenus stomacaux des sarcelles (cf. photos ci-contre).

Dans les conditions habituelles, la recherche de nourriture s'effectue donc selon ce schéma : les sarcelles trouvent, à l'intérieur des limites de ce cadre de spécialisation, leur nourriture végétale de base. Dans certaines conditions particulières, elles sélectionnent d'autres graines, plus petites (oogones de Characées) ou beaucoup plus grandes (panic, riz) dont l'indice d'appétence est plus élevé. JORDAN (1953) a d'ailleurs noté le même phénomène avec des sarcelles à ailes bleues *Anas discors* élevés en captivité : ces canards habituellement alimentés en petites graines ont choisi préférentiellement des graines beaucoup plus volumineuses après quelques jours de jeûne forcé. Mais ces « déviations » vis-à-vis de leur régime typique ne sont généralement le fait que d'un nombre restreint d'individus, et en particulier des plus lourds. Les proies animales, en majorité plus grandes que les graines, font l'objet d'une sélection



Selectivité du processus de filtration des sarcelles d'hiver pendant leur recherche de nourriture.

Photo du haut : Prélèvement de boue dans un lieu de nourriture : après lessivage complet des limons, ce prélèvement présente quelques éléments minéraux (sable) et des parties organiques, qui sont essentiellement constituées par de très nombreux débris végétatifs. On voit également deux oögones de Characées.

Photo du bas : un contenu stomacal classique de sarcelle d'hiver. Ici des oögones de Characées en grand nombre, une graine de *Scirpus litoralis*, quelques ostracodes et quelques très rares débris végétatifs.

particulière. Leur fréquence globale de rencontre relativement élevée permet de penser que les sarcelles trouvent dans cette forme de nourriture un apport indispensable en certains éléments (protéines, éléments minéraux, vitamines) non satisfait autrement.

5. — *Régime alimentaire des sarcelles dans les autres quartiers d'hiver.*

Connaissant la nature de ces exigences alimentaires on peut donc s'attendre à trouver des variations dans la composition qualitative du régime selon la composition floristique et faunistique des milieux exploités. Ainsi, les sarcelles provenant des rivages maritimes anglais s'alimentent de graines de Salsolacées et de mollusques *Sabanaea ulvae* cependant que celles provenant des zones saumâtres se nourrissent surtout de graines de Cypéracées et d'*Hydrobia* (= *Potamopyrgus*) *jenkinsi* (OLNEY 1963 a). Dans les eaux douces elles prennent en majorité des graines de *Eleocharis palustris* (Cypéracée) et de renoncules, et des larves de chironomides (OLNEY 1963 a ; THOMAS *in litt.*). Les *Ruppia* sp., *Naias* sp., *Panicum crus-galli* et les Salsolacées fournissent par leurs graines la nourriture essentielle des sarcelles hivernant dans le delta de la Volga (DEMENTIEV et GLADKOV 1952). Les graines de *Scirpus* sp., d'*Eleocharis palustris* et de *Rubus* sp. (Rosacées) sont, avec les larves de chironomides les plus importantes pour les sarcelles de la région de Berne (MAZZUCHI 1970). Il existe donc, selon les régions, une certaine diversité dans la composition du régime alimentaire des sarcelles. Mais la grande majorité des espèces dominantes se trouvent avoir des tailles correspondant à celles définies précédemment par le cadre de spécialisation. OLNEY (1963 a) indique d'ailleurs que la dimension des graines qu'il a trouvées le plus souvent chez les sarcelles était comprise entre 1,0 et 2,5 mm, ce qui est remarquablement identique aux valeurs obtenues ici. Les proies animales sont également variées, mais dans tous les cas cités la taille moyenne est comme ici nettement supérieure à celle des graines. Il faut noter aussi la fréquence des larves de chironomides parmi ces différentes analyses. Ceci peut être dû à l'abondance relative de ces espèces dans les milieux humides et vaseux exploités par les sarcelles.

En moyenne, il apparaît clairement que les sarcelles d'hiver ont, pendant la plus grande partie du temps passé sur leurs territoires d'hivernage, et quels que soient ces lieux, une alimentation

composée de graines et de proies animales variées. Ces proies animales, presque toujours moins importantes en nombre, en volume ou en poids, correspondent vraisemblablement à un besoin réel bien que mal défini. Les graines par contre jouent quantitativement un rôle prédominant : les sarcelles sont l'espèce la plus granivore de tous les Anatidés paléarctiques.

6. — *Compétition alimentaire.*

La compétition alimentaire n'existe qu'avec les espèces qui exploitent, pour leur recherche de nourriture, le même type de milieu palustre, vaseux et d'une profondeur n'excédant pas 15 à 20 cm. La plupart des Anatidés sont ainsi en marge de cette compétition, à l'exception des souchets *Anas clypeata* et des sarcelles d'été *A. querquedula*. Les souchets, caractérisés par la grande dimension de leur bec spatulé, peuvent utiliser les mêmes lieux de nourriture que les sarcelles d'hiver : ils s'alimentent la plupart du temps en eaux peu profondes, presque toujours à la surface de l'eau, le bec, le cou et la tête aplatis horizontalement sur l'eau. Mais ils ne fouillent la boue avec leur bec que très rarement et ce trait de comportement les distingue radicalement des sarcelles d'hiver qui prélèvent l'essentiel de leur nourriture de cette façon. Il s'ensuit que les souchets ont un régime alimentaire différent dans lequel les proies animales jouent vraisemblablement un rôle plus important.

Les sarcelles d'été par contre, présentent un comportement alimentaire assez similaire. Les études éthologiques portant sur cette espèce manquent, mais en Camargue il est habituel de les rencontrer dans des marais légèrement plus profonds (elles sont un peu plus grandes que les sarcelles d'hiver et peuvent atteindre des fonds un peu plus bas). De surcroît au cours de leurs étapes migratoires, elles se nourrissent essentiellement de jour et ne présentent pas le grégarisme diurne caractéristique des sarcelles d'hiver (TAMISIER 1970). Néanmoins on les trouve souvent sur les mêmes lieux de gagnage et la différence de niche alimentaire n'est pas évidente au vu de leur régime, les sarcelles d'été capturant peut-être seulement davantage de proies animales et moins de graines. Mais la différence primordiale réside dans leurs aires de distribution géographique. Espèce paléarctique, la sarcelle d'été hiverne sous les tropiques. Son passage en Camargue se fait entre la fin juillet et le début octobre, puis de février à avril. Ses effectifs maximaux, inconnus de façon précise à cause

de la dispersion diurne des individus sont notés à une époque où les sarcelles d'hiver sont peu abondantes (avant ou après les grandes concentrations hivernales). D'après l'examen des tableaux de chasse camarguais, il semble d'ailleurs que les sarcelles d'été soient généralement plus abondantes que les autres au mois d'août, et parfois au mois de mars (ces différences étant partiellement dues à leur plus grande vulnérabilité). Par conséquent, ces deux espèces fréquentent des milieux très similaires, voire les mêmes, et elles y prélèvent une nourriture peu différente. Mais elles se distinguent par leurs dates de présence : sarcelles d'été et sarcelles d'hiver se succèdent dans le temps pour l'exploitation des mêmes milieux et n'entrent éventuellement en compétition que pendant un délai très court, seule une petite partie (marginale) de leurs populations se trouvant concernée.

Les pilets *Anas acuta* présentent de nombreuses affinités avec les sarcelles d'hiver, et leur association est assez fréquente sur certains lieux de remise camarguais. Dans leur comportement alimentaire, on retrouve également quelques points communs, particulièrement l'exploitation des vasières exondées où les pilets, sur pieds, fouillent la boue à la recherche de mollusques surtout. Ce comportement observé notamment sur les rivages atlantiques et de la Manche, est toutefois peu manifesté en Camargue où les pilets s'alimentent le plus souvent sur des terrains de gagnage différents de ceux occupés par les sarcelles.

Les colverts pourraient entrer en compétition alimentaire avec les sarcelles pendant la phase d'exploitation des rizières puisque les deux espèces se rencontrent sur ces milieux cultureux dont la profondeur excède rarement 15 cm. L'une et l'autre y prélèvent des larves de chironomides, des mollusques et des graines, en particulier les graines de riz et de panic. De plus les colverts mangent des parties végétatives de plantes aquatiques (Characées, *Naias* sp., *Potamogeton pusillus*). La distinction entre les régimes des deux espèces n'est donc pas évidente, mais apparaîtrait dans une analyse détaillée des tailles des proies ingérées par les colverts (ainsi les oogones de Characées et les graines de *Naias* sp. ne semblent pas fréquentes dans leurs contenus stomacaux). Cependant l'absence quasi totale d'agressivité entre les deux espèces sur ces terrains de gagnage communs laisse supposer que la compétition alimentaire, si elle existe, n'est pas très forte. Cela implique alors que les régimes alimentaires sont différents — par la dimension moyenne

des proies sans doute — , ou bien que les ressources fournies par les rizières sont suffisamment importantes pour permettre à ces deux espèces d'y prélever la même nourriture sans se gêner mutuellement. Cette seconde interprétation est rendue possible par la nature artificielle de ces nouveaux milieux auxquels les deux espèces se sont adaptées momentanément, mais qui n'ont pu agir sur leur spéciation, de sorte que la loi de Gause, ou principe d'exclusion compétitive (HARDIN 1960) n'est pas « ébranlée ».

Un autre type de compétition peut apparaître, bien que moins évident car différé dans le temps. Les milieux camarguais sont soumis à des variations constantes de niveau d'eau. De ce fait, les colverts, dans 20 cm d'eau, peuvent s'alimenter dans un milieu exploité par les sarcelles quelques jours auparavant, quand le niveau était seulement de 5 cm plus bas, et inversement. Il semble que dans ce cas, la ségrégation des niches alimentaires se fasse par la différence de dimension moyenne des proies, les graines de *Scirpus maritimus* représentant les plus petites tailles pour les colverts et les plus grandes pour les sarcelles d'hiver. OLNEY (1963 b) a montré pareillement que les canards exploitant les mêmes milieux aux îles Medway (Kent) se différencient les uns des autres par leur constitution anatomique qui détermine la taille ou la forme des proies.

Du point de vue alimentaire, l'isolement écologique des sarcelles d'hiver est donc réalisé de deux façons distinctes :

1^o par l'intermédiaire d'un facteur comportemental : les sarcelles liées aux conditions physiques des milieux, se nourrissent essentiellement dans les marais très peu profonds, voire à peine inondés, dont elles fouillent la vase en la filtrant. Dans les conditions naturelles, elles n'ont alors aucun compétiteur direct. Dans les rizières (milieux artificiels), les colverts entrent peut-être en compétition alimentaire avec elles. Mais cette éventuelle compétition n'engendre pas d'exclusion grâce à l'abondance de la nourriture disponible. Il n'y a pas davantage compétition avec les sarcelles d'été puisque leurs cycles d'abondance diffèrent radicalement de ceux des sarcelles d'hiver et que l'on assiste à une succession dans le temps pour l'exploitation des mêmes milieux par les deux espèces ;

2^o par l'intermédiaire de facteurs anatomiques et morphologiques : les sarcelles d'hiver sélectionnent une nourriture différant

par la taille de celle prise par les autres espèces (surtout colverts) qui exploitent les mêmes milieux mais à des périodes différentes (niveaux d'eau différents).

V. — Données quantitatives

1. — Variations pondérales des quantités de nourriture trouvées.

Le contenu du jabot, de l'estomac glandulaire et du gésier représente une certaine quantité de nourriture ingérée par la sarcelle pendant les heures précédant sa mort. La comparaison entre contenus provenant de canards tués au lever du jour ou dans le courant de la journée montre que la nourriture prise pendant la nuit a totalement disparu du gésier le soir suivant : les quantités recueillies correspondent donc, au plus, aux besoins quotidiens. En fait elles ne représentent la plupart du temps qu'une petite partie de ces besoins étant donné la rapidité de la digestion gastrique. Ces quantités évaluées en poids sec varient selon les individus, selon le sexe et selon les mois. Elles varient également en fonction des heures de la journée, mais l'heure à laquelle chaque individu est tué étant rarement connue avec précision, on peut momentanément éliminer ce paramètre et effectuer pour chaque sexe des moyennes mensuelles de ces poids secs (Pl. 16). L'ensemble des différences observées entre mâles et femelles est significatif ($\alpha < 0,05$) : globalement les femelles prennent moins de nourriture que les mâles, à moins qu'elles n'aient une vitesse de digestion plus grande, ce qui paraît peu probable. Les courbes de poids sec de graines seules montrent la même variation saisonnière et la même différence (également significative, $\alpha < 0,05$) entre les deux sexes.

En regroupant les mesures effectuées chez les mâles et les femelles et en prenant une valeur commune pour les mois d'août-septembre-octobre, on peut calculer (Pl. 17) la variation moyenne du poids sec et montrer que les différences obtenues sont significatives entre les trois premiers mois et novembre, entre novembre et janvier ainsi qu'entre janvier et février. Mais les variations mensuelles de ces poids secs ne correspondent pas à des variations de besoins quantitatifs calculés ailleurs (TAMISIER, à paraître). En effet pendant les mois d'octobre, novembre et décembre principalement, la recherche de nourriture a lieu presque exclusivement la nuit : les sarcelles tuées le matin (c'est le cas de la majorité) ont de ce fait une nourriture importante. En août et septembre par contre,

et surtout à partir de janvier, la périodicité alimentaire devient beaucoup moins rigoureuse. Les sarcelles se nourrissent toujours la nuit — qui est plus courte — mais également pendant le jour et ceci à plus forte raison pendant les vagues de froid (TAMISIER 1970). Les processus de digestion gastrique agissent donc pratiquement pendant toute la journée et le gésier ne contient, à tout moment, qu'une quantité moindre de nourriture. Ainsi doivent s'expliquer au moins partiellement les variations observées. De surcroît la nourriture prise en octobre, novembre et décembre est en grande partie constituée de graines de riz et de panic dont la vitesse de transit stomacal paraît plus faible, ce qui tend encore à accentuer le phénomène précédent.

Les variations du poids sec des graines et des éléments inorganiques sont du même ordre (Pl. 17) bien que l'abondance maximale de cailloux et de débris coquilliers ait lieu en décembre au lieu de novembre. La similitude de courbe entre le poids sec de graines et le poids sec total est due à la nature du régime alimentaire (essentiellement constitué de graines) et l'augmentation régulière des éléments inorganiques jusqu'en décembre doit s'expliquer par la composition spécifique des contenus stomacaux : les graines de riz et de panic nécessitent vraisemblablement un nombre accru de cailloux pour leur broyage. Il faut peut-être retenir également la possibilité de besoins particuliers en éléments minéraux pendant cette période de l'année et qui seraient ainsi satisfaits. Le poids moyen de ces cailloux ou débris coquilliers représente au maximum 26 % du poids total du contenu stomacal (en février) et moins de 0,1 % du poids frais d'une sarcelle. Chez les colverts, JUNCA *et al.* (1962) ont de la même façon trouvé un pourcentage variant entre 0,1 et 0,2 %.

Un fait demeure surprenant : accompagnant les éléments inorganiques du contenu stomacal, figurent les graines intactes d'une part, les proies animales et les graines totalement broyées d'autre part. Or le rapport poids sec des graines sur poids sec des éléments inorganiques diminue environ de moitié entre le début et la fin de la saison d'hivernage :

Août-Sept.-Oct.	Nov.	Déc.	Jan.	Fév.	Mars
68,4	60,9	60,5	52,9	42,2	33,4

Cette diminution pourrait être due à une augmentation du poids des proies animales. Mais on a vu que leur nombre diminue plutôt d'août à mars et la composition spécifique de ces proies évolue trop peu d'un mois à l'autre pour modifier sensiblement leur poids unitaire moyen. Il semble donc que cette diminution soit due à un accroissement du poids des graines déjà broyées, mais pas encore expulsées du gésier. Pendant les mois de novembre et décembre, ceci peut s'expliquer par la présence de graines de riz et de panic qui restent longtemps à l'état de « demi-bouillie » avant d'atteindre l'intestin grêle. En août et septembre les sarcelles se nourrissent la nuit et partiellement de jour, consommant les graines de scirpes et les oogones de Characées qui constituent alors l'essentiel de leur nourriture. Comme à cette époque on ne trouve que peu de cailloux dans le gésier, les graines y restent plus longtemps intactes. A partir de janvier, le pourcentage d'éléments inorganiques dans l'estomac est élevé. De plus, les sarcelles s'alimentent fréquemment à toutes les heures du jour et de la nuit et leur digestion est ainsi étalée dans le temps : ces deux causes peuvent expliquer la présence d'une grande quantité de débris de graines mêlés à quelques graines entières. Elles expliquent par ailleurs que les poids totaux de nourriture trouvés en moyenne pour chaque sarcelle à cette époque de l'année soient plus petits que ceux trouvés en août-septembre.

2. — *Rapport entre le poids de nourriture ingérée et le poids des sarcelles.*

La variation mensuelle du poids total de nourriture ingérée présente une certaine similitude avec celle des poids des sarcelles dont le maximum est classiquement atteint en Camargue au mois de décembre (BAUER et GLUTZ 1968 ; MAZZUCHI 1970). Il est donc tentant d'établir un lien de cause à effet entre ces deux facteurs, bien que la variation du poids de nourriture ait été expliquée autrement. En vérité cette relation avec le poids des sarcelles existe et elle est mesurable séparément pour les deux sexes et pour les différents mois. Mais sur l'ensemble de la saison hivernale, ses effets sont masqués par l'action prépondérante des autres paramètres analysés plus haut. Les tableaux de corrélation ont été établis à partir des poids frais des sarcelles et des poids humides de nourriture, regroupés pour chaque sexe par période de 2 ou 3 mois :

		n	r	t	significatif pour $\alpha <$
Mâles	Août-Sept.-Oct. . . .	31	0,470	2,88	0,01
	Nov.-Déc.	35	0,367	2,27	0,05
	Jan.-Fév.-Mars . . .	86	0,258	2,44	0,02
Femelles	Août-Sept.-Oct. . .	14	0,351	1,30	non significatif
	Nov.-Déc.	29	0,473	2,80	0,01
	Jan.-Fév.-Mars . .	74	0,343	3,10	0,01

L'effectif de chaque échantillonnage est ainsi accru et les trois périodes considérées correspondent approximativement à trois phases des variations pondérales. Les résultats obtenus sont tout à fait probants. En effet sauf en août-septembre-octobre pour les femelles, il existe une relation positive très significative entre les deux paramètres : à tout moment de la saison hivernale, les individus les plus lourds ont une plus grande quantité de nourriture dans leur jabot et gésier que les individus les plus légers. Théoriquement, cela pourrait s'expliquer par le seul fait que les sarcelles plus grosses conservent plus longtemps leur nourriture dans le gésier où elle s'accumule et donne ainsi un poids plus élevé. Mais cette interprétation est très peu vraisemblable et il faut bien davantage considérer que la corrélation obtenue correspond à un accroissement proportionnel entre le poids des individus et leurs besoins quantitatifs de nourriture.

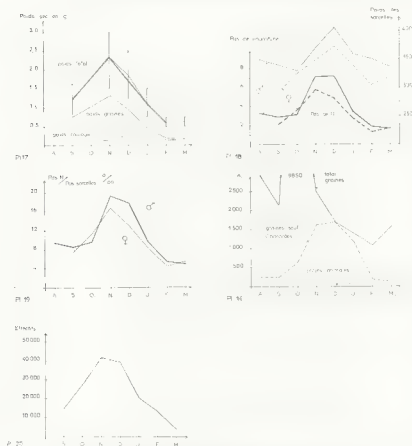
3. — *Estimation des besoins quotidiens de nourriture.*

Les données de la littérature à ce sujet sont particulièrement pauvres. Elles présentent de surcroît l'inconvénient majeur d'être souvent le résultat d'expérimentation en captivité et les poids secs présentés ne sont parfois que des poids obtenus par dessiccation partielle. D'où la position de méfiance adoptée par HARTLEY (1948) et MARTIN (1960) à l'égard de cette mesure, alors que la dessiccation à l'étuve jusqu'à poids constant donne au contraire une valeur particulièrement rigoureuse. Par ailleurs, on ne peut comparer les valeurs pondérales des besoins journaliers que pour des espèces ayant des régimes alimentaires de même nature, puisqu'il n'y a pas de correspondance possible entre le poids des proies animales, des parties végétatives et des graines. Il faut donc dans le cas des sarcelles, chercher des comparaisons avec des canards granivores.

Les analyses de JORDAN (1953) sur les colverts, les sarcelles à ailes bleues *Anas discors* et les bernaches du Canada *Branta canadensis* nourris essentiellement à base de graines de céréales fournissent probablement les meilleurs éléments de référence, bien que provenant d'élevage en captivité : les dépenses énergétiques et sans doute surtout le comportement alimentaire diffèrent considérablement de ce qu'ils sont dans les conditions naturelles, mais ces oiseaux étaient toutefois soumis aux conditions climatiques extérieures (vent, neige, etc...). Les sarcelles à ailes bleues ont en moyenne ingéré 27,2 g (1) de graines par jour en octobre. On peut mettre en parallèle cette valeur de ration journalière avec les poids humides moyens de nourriture trouvés dans le jabot et le gésier des sarcelles en Camargue (Pl. 18) et apprécier la différence : les poids moyens sont effectivement très inférieurs aux besoins quotidiens calculés par JORDAN, même pendant les mois de novembre et décembre. Mais dans certains cas favorables, en particulier lorsque les sarcelles ont été tuées à l'aube après toute une nuit passée en recherche de nourriture, on peut penser que la nourriture contenue dans le jabot et le gésier représente une fraction importante, sinon la totalité de la nourriture ingérée pendant la nuit. Ainsi la moyenne des poids maximaux de chaque mois est-elle de 17,3 g chez les mâles (maximum : 43,9) et 12,9 g chez les femelles (maximum : 22,8). Ces moyennes apparaissent bien comme une approche meilleure de l'importance des besoins journaliers.

A partir de ces données, il me semble possible d'estimer que les sarcelles ont, en moyenne des besoins journaliers de l'ordre de 20 à 30 g de poids humide de graines. Ces besoins varient avec plusieurs paramètres, en particulier avec le poids des individus, le sexe, les conditions climatiques et les périodes de l'année. Les poids des mâles et des femelles (Pl. 18) relevés sur les individus analysés ici varient mensuellement mais on a vu qu'il n'y a pas de relation directe entre cette variation et la variation mensuelle des poids de nourriture trouvée dans chaque sarcelle. Évalués ailleurs d'après la valeur absolue du temps passé par 24 h en recherche de nourriture, et compte tenu des quantités de nourriture disponible, ces besoins sont au contraire maximaux au début et à la fin de la saison hivernale, donc lorsque les poids des sarcelles sont les plus

1) Bien que l'auteur ne l'ait pas précisé, il s'agit selon toute vraisemblance de poids frais.



Pl. 14. — Comparaison entre le nombre de graines et de proies animales prises en moyenne chaque mois par les sarcelles.

Pl. 17. — Importance pondérable des cailloux et des graines entières par rapport au poids total de nourriture. Variation mensuelle. Les données des trois premiers mois sont regroupées en une seule moyenne. Les différences de poids total sont significatives entre les mois qui sont reliés par un trait double.

Pl. 18. — Relation entre le poids des sarcelles et le poids de nourriture trouvée dans leur gésier.

Pl. 19. — Variation mensuelle du rapport : Poids de nourriture/poids des sarcelles en %₁₀₀, pour les deux sexes séparément.

Pl. 20. — Variation mensuelle des effectifs de sarcelles d'hiver en Camargue. Moyennes calculées d'après les dénombrements effectués de 1964 à 1971.

faibles, et ils sont sensiblement moindres en octobre et novembre (TAMISIER, à paraître). Par contre, il est intéressant de voir que mâles et femelles ont, à tout moment, des poids individuels et des poids de nourriture différents, ceux des mâles étant toujours supérieurs (sauf poids de nourriture en octobre, mois du plus faible échantillonnage : 6 mâles, 5 femelles). La constance de ces écarts dévoile la réalité d'une différence sexuelle dans le rapport poids de nourriture/poids du corps (Pl. 19) : à poids égal, les femelles mangeraient donc moins de nourriture que les mâles et par conséquent les femelles, plus légères en moyenne, mangeraient moins de nourriture que les mâles plus lourds. Cette dernière constatation surprend quand on sait que le métabolisme comparé de plusieurs espèces est inversement proportionnel au poids du corps (ODUM 1961). Il s'agit ici de différences intraspécifiques, mais même dans ce cas, JORDAN (1953) a trouvé un métabolisme plus élevé chez les femelles qui sont moins lourdes que les mâles. Il me paraît difficile d'aller plus loin dans l'interprétation de ces données qui ne pourront être confirmées que par des expériences en semi-captivité, les sarcelles placées dans les conditions climatiques naturelles, ayant à chercher leur nourriture d'elles-mêmes dans des lieux d'alimentation identiques à ceux exploités par les sarcelles en liberté (1).

4. - *Besoins en eau douce.*

Ces besoins ne peuvent assurément pas être mesurés directement à partir de l'analyse des contenus stomacaux, même si la nature de ces contenus indique le degré moyen de salure des milieux où les sarcelles se sont nourries. Mais ils s'intègrent pleinement dans la connaissance des besoins nutritifs d'une espèce et, à cet égard, méritent d'être cités ici. Il est classique d'entendre dire en Camargue que les canards, « remisés » pendant le jour sur des étangs saumâtres ou salés, vont boire au Rhône le soir. L'alimentation en eau douce des marais (procédé devenu systématique dans les chasses camarguaises) est également considérée comme un moyen efficace pour satisfaire ces besoins. Mais les stationnements ou arrêts momentanés de ces canards sur le Rhône sont très occasionnels et l'exploitation importante qu'ils font des marais aménagés dans les chasses

1) Ce type d'élevage, essayé trois années consécutives pendant un mois, a échoué chaque fois par inadaption des canards au mode de captivité. Il sera repris ultérieurement.

s'explique tout autrement, en particulier par une modification bénéfique des conditions physiques des milieux (TAMISIER 1971). Le fait demeure que la majorité des remises s'établissent sur des eaux ayant une certaine salure, et que la plupart des lieux de gagnage sont presque doux. Pendant les vagues de froid, la glace (prenant d'abord dans les eaux douces) contraint les canards à exploiter en majorité tous les plans d'eau non gelés, donc salés, où ils s'alimentent même de jour. Et il est vrai que c'est précisément dans de telles circonstances que la fréquence de rencontre des sarcelles sur les deux bras du Rhône est la plus élevée. Elle reste toutefois dans des limites assez réduites pour laisser penser que seule une petite partie de la population camarguaise y est représentée. Chez les colverts, le phénomène est plus accusé, davantage d'individus exploitant les eaux douces du fleuve. Mais chez toutes les autres espèces d'Anatidés hivernant en Camargue, ce comportement ne semble concerner qu'un nombre très restreint d'individus. Il faut sans doute en déduire que les besoins en eau douce des canards ne sont pas aussi importants que ce que l'on croit. Et les travaux de SCHMIDT-NIELSEN (1959) sont tout à fait révélateurs à cet égard : cet auteur a montré par une série d'expériences le rôle osmorégulateur des glandes nasales (« salt-glands ») des oiseaux d'eau permettant leur adaption aux eaux salées. Ces glandes excrètent un liquide hautement concentré en sels dont l'élimination est impossible par la seule voie rénale. Chez les colverts, le développement de ces glandes est considérable pour la race du Groënland inféodée aux eaux marines, alors qu'elle est beaucoup plus réduite chez la race européenne adaptée aux eaux douces continentales. On peut penser qu'il en est de même chez les autres Anatidés et que les espèces ou sous-espèces exploitant préférentiellement les zones saumâtres ou maritimes — c'est bien le cas des sarcelles d'hiver — se distinguent des autres par le plus grand développement de leurs glandes nasales, ce qui leur permet de mieux s'adapter à ces milieux. Ainsi pourrait s'expliquer le fait que les colverts fréquentent assez régulièrement les bords du Rhône.

5. — *Impact nutritif de la population de sarcelles d'hiver sur le milieu camarguais.*

Les valeurs qualitatives et quantitatives de la nourriture ingérée varient selon les mois. Simultanément, les effectifs de la population de sarcelles varient également. L'impact nutritif de cette

population sur le milieu camarguais varie donc en fonction des effectifs, mais également en fonction de la nature de son alimentation. Par ailleurs, l'ensemble de la population hivernant en Camargue n'a pas le régime alimentaire défini par la moyenne des régimes des huit mois de l'hivernage. D'après les dénombrements réalisés mensuellement depuis 1964-65 à 1970-71, on sait que les effectifs, à peu près nuls en juillet, sont maximaux en novembre et décembre et décroissent ensuite jusqu'à la fin du mois de mars (Pl. 20). Ces données numériques ne permettent pas de calculer quantitativement l'importance des prélèvements effectués par les sarcelles sur les différentes espèces de graines dont elles se nourrissent, puisque la valeur de leurs besoins journaliers est seulement estimée. Mais elles donnent une image plus concrète du rôle joué par certaines espèces, notamment par les graines de riz et de panic : en effet l'importance de ces graines qui domine la composition spécifique de l'alimentation en octobre, novembre et décembre, correspond précisément aux trois mois de plus grande abondance des sarcelles. Par contre, les oogones de Characées, nourriture importante en début et en fin de saison, n'intéressent chaque fois qu'un nombre restreint d'individus.

On aimerait également pouvoir mettre en parallèle la richesse globale du milieu camarguais (en graines des différentes espèces et aux différents mois de l'année) avec les besoins nutritifs de l'ensemble de la population de sarcelles. Il faudrait pour cela connaître la surface couverte par chaque type de milieu en Camargue et la durée précise de sa submersion rendant possible l'alimentation des sarcelles. Or on a vu (TAMISIER 1971) combien chacun de ces types de milieux, difficile à caractériser de ceux qui le bordent, s'interpénètre avec eux et combien leur étendue fluctue en fonction de paramètres difficilement contrôlables (conditions climatiques, niveaux de la nappe aquifère, etc...). Mais la connaissance des effectifs de la population de sarcelles, de leur régime alimentaire et des ressources globales qui leur sont disponibles révèle que l'impact nutritif de cette population sur le milieu camarguais est défini par les aménagements qui y sont effectués, et non plus par les conditions naturelles. En effet en début de saison d'hivernage, les lieux de nourriture sont presque uniquement les marais aménagés dans les chasses, alors que la majorité des milieux naturels sont secs. En octobre, novembre et décembre, au moment des plus grands effectifs de sarcelles, les rizières fournissent des ressources

nutritives très importantes auxquelles ces canards s'adaptent en prélevant des graines situées en dehors de leur cadre de spécialisation alimentaire. Les milieux artificiels ont donc actuellement des effets considérables sur le comportement nutritionnel des sarcelles — comme de tous les Anatidés. Ils engendrent des modifications fondamentales dans leur régime alimentaire en affectant un pourcentage important de leur population. Et ces modifications dénaturent radicalement le rôle que pourrait jouer la nourriture en tant que facteur limitant pour ces populations de sarcelles pendant leur phase d'hivernage en Camargue.

Summary

Established from food found in 313 individuals killed by hunters in 1964-65 and 1965-66, the alimentary diet of Teals wintering in the Camargue consists totally of seeds and animal matter. The seeds are present in all of the stomach contents and are made up, in the percentage of the total dry weight, of a quarter of oospores of Characae, a quarter of Cyperacae seeds, and a quarter of rice-seeds *Oriza sativa* and panic seeds *Panicum crus-galli*. The other quarter consists of Salsolacae, Potamogetonacae, Ruppiacae and *Myriophyllum* sp. seeds. The animal substances, present in half the stomach contents, are above all molluscs, the larvae of Chironomidae and ostracods (Crustacae). The inorganic elements (one third shell fragments and two thirds sand and gravel) appear constantly and act as agents to break down the hardest food material. In addition, it is very probable that they provide minerals.

The monthly variation in the alimentary diet shows the particular importance of the Characae oospores and Cyperacae seeds in August and September, and again in February-March, and importance of rice- and panic-seeds (taken from harvested rice-fields) from October to December. The inorganic elements in the gizzard are most numerous during these three months probably owing to the greatest difficulty that the desintegration of these large Graminae grains presents.

The dry weight of the food found in the Teals is at a maximum in October, November and December, and should be related entirely to the qualitative composition of this food, it taking longer to digest than during the other months. At all times, it is the heaviest individuals that contain the most food (a significant relationship). The daily needs in food have been evaluated at 20-30 g. of fresh weight, this is 7 to 8 % of the Teal's weight.

Food occurs in the crop of a quarter of the Teals. This food differs from that found in the gizzard: Animal matter is 20 times more abundant, and the seeds are represented entirely by the Characae, rice and panic. The majority of these Teals have fed in localities where the food available allows a considerable intake of seeds which are then stored at crop level. The abundance of these seeds, relative to those found in other Teals, partly alters the findings. Inversely, certain seeds (Cyperacae and Potamogetonacae) are more abundant in the gizzard than in the crop. It is very likely that they are ingested with greater regularity and attain the gizzard more quickly. All total, the Characae oospores and the rice- and panic-seeds are most abun-

dant, but the frequency with which they are met is low (less than 25 %). On the other hand, the Cyperaceae and Potamogetonaceae seeds are not particularly abundant but are encountered in 60 to 85 % of the cases (for *Potamogeton pusillus* and *Scirpus litoralis* respectively) : these species appear to represent the food type to which the Teal is adapted. They fit by their average size (1,2-2,6 mm) the boundaries of alimentary speciation from within which the Teal draws the essential part of its vegetal food. The small Characeae seeds and the large rice- and panic-seeds are only taken in certain favourable cases and are then taken in large quantities. All the animal matter is much larger than these characteristic seeds, excepting the Ostracods. They undergo a special selection and the frequency with which they are encountered suggests the Teal does not take them haphazardly but obtain from them elements which are indispensable to their nutrition.

The Teal exploits the same feeding grounds as the Mallard *Anas platyrhynchos*, the Garganey *A. querquedula* and the Shoveler *A. clypeata*. But from the alimentary point of view, their ecological isolation is assured. Effectively, the Mallard takes seeds which are generally a great deal larger, the Garganey has its period of maximal abundance before or after the huge winter concentrations of Teal, and the Shoveler has a feeding behaviour which is completely different (it never or rarely filters the bottom mud). Competition for food can thus be considered as nil for the Teal during its wintering time.

Remerciements. — Il m'est agréable de devoir remercier tous les propriétaires et chasseurs camarguais qui m'ont aimablement autorisé à effectuer les prélèvements nécessaires sur leurs canards. Je dois également remercier MM. Ph. STRAW et R. LAMBERT qui ont aimablement récolté pour moi les premiers contenus stomacaux. J'adresse ma vive reconnaissance à M. le Professeur L. EUZER et à MM. J. BLONDEL, R. MAHEO et F. ROUX qui ont bien voulu relire le manuscrit et me faire part de leurs critiques constructives. Ma plus grande gratitude va à M. P. J. S. OLNEY qui, au début de mes recherches, m'a fait généreusement profiter de son expérience. Je remercie enfin M. N. RIDDIFORD pour la traduction anglaise du résumé.

BIBLIOGRAPHIE

- ANDERSON H. G. (1959). — Food habits of migratory Ducks in Illinois. *Ill. Nat. Hist. Surv. Bull.*, 27 : 289-344.
- BAUER K. M. et GLUTZ v. B. (1958). — *Handbuch der Vogel Mitteleuropas*. Vol 2 (1), Frankfurt, 535 p.
- BELLROSE F. C. (1959). — Lead poisoning as a mortality factor in Waterfowl populations. *Ill. Nat. Hist. Surv. Bull.*, 27 : 236-288.
- DEMENTIEV G. P. et GLADKOV N. A. (1952). — *Birds of the Soviet Union*. Tome IV, Jerusalem (1967) : 683 p.
- FRITH H. J. (1959). — The ecology of wild ducks in inland New South Wales. *C. S. I. R. O. Wild. Res.*, 4 : 97-181.
- GIBB J. et HARTLEY P. H. T. (1957). — Bird foods and feeding habits as subjects for amateur research. *Brit. Birds*, 50 : 278-291.
- HARDIN G. (1960). — The competitive exclusion principle. *Science*, 131 : 1292-1297.
- HARTLEY P. H. T. (1948). — The assessment of the food of Birds. *Ibis*, 90 : 361-381.

- HEURTEAUX P. (1969). — *Recherches sur les rapports des eaux souterraines avec les eaux de surface (étangs, marais, rizières), les sols halomorphes et la végétation en Camargue*. Thèse Doct. Montpellier : 226 p.
- JORDAN J. S. (1953). — Consumption of cereal grains by migratory Waterfowl. *J. Wildl. Mgmt.*, 17 : 120-123.
- JUNCA H. A., EPPS E. A. et GLASGOW L. L. (1962). — A quantitative study of the nutrient content of food removed from the crops of wild mallards in Louisiana. *Trans. 27th N-Am. Wildl. Conf.* : 114-121.
- KOERSVELD E. (1950). — Difficulties in stomach analysis. *Proc. 10th Int. Orn. Cong.* : 592-594.
- MCCANN L. S. (1961). — Grit as an ecological factor. *Amer. Midl. Nat.* 65 : 187-192.
- MARTIN A. C. (1960). — Food habits procedures. In : *Manual of Game Investigational Techniques*. The Wildlife Society : 1-17.
- MAZZUCHI L. (1970). — *Beiträge zur Überwinterungsphänologie, zur Aktivität und zur Nahrungsökologie des Kriekente (Anas crecca L.) im Raume Bern und Gewichtsstudien an Fänglingen aus der Camargue*. Dipl. non pub. 124 p. (1).
- MEINERTZHAGEN R. (1954). — Grit. *Bull. Brit. Ornith. Club* 74 : 97-102.
- ODUM E. P. (1961). — *Fundamentals of Ecology*. Saunders. New York : 546 p.
- OLNEY P. J. S. (1957). — Food and feeding habits of Wildfowl. *Ann. Rept. Wildfowl Trust*, n° 9 : 47-51.
- OLNEY P. J. S. (1963 a). — Food and feeding habits of Teal *Anas crecca crecca* L. *Proc. Zool. Soc. London*, 140 : 169-210.
- OLNEY P. J. S. (1963 b). — The autumn and winter feeding biology of certain sympatric ducks. *Trans. VI Cong. U. I. G. B.* : 309-322.
- PROCTOR V. W. (1962). — Viability of *Chara* oospores taken from migratory water birds. *Ecology*, 43 : 528-529.
- SCHMIDT-NIELSEN K. (1959). — Salt glands. *Scient. Amer.* 200 : 109-116.
- STOLLBERG B. P. (1950). — Food-habits of Sheel-water Ducks on Horizon Marsh, Wisconsin. *J. Wildl. Mgmt.*, 14 : 214-217.
- TAMISIER A. (1966). — Dispersion crépusculaire des sarcelles d'hiver *Anas crecca crecca* L. en recherche de nourriture. *Terre et Vie* : 316-337.
- TAMISIER A. (1970). — Signification du gréganisme diurne et de l'alimentation nocturne des Sarcelles d'hiver *Anas crecca crecca* L. *Terre et Vie* : 511-562.
- TAMISIER A. (1971). — Biomasses de nourriture disponible pour les sarcelles d'hiver *Anas crecca crecca* L. en Camargue. *Terre et Vie* : 344-377.
- TAMISIER A. (à paraître). — Rythmes nyctéméraux des Sarcelles d'hiver pendant leur hivernage en Camargue.
- VALVERDE J. A. (1964). — Remarques sur la structure et l'évolution des communautés de Vertébrés terrestres. *Terre et Vie*, : 121-154.
- WETMORE A. (1919). — Lead Poisoning in Waterfowl. *Bull. 793 U. S. Dept. of Agric.*

Centre d'Ecologie de Camargue,
13-Le Sambuc (France).

Manuscrit reçu le 20 septembre 1971.

(1) L'étude du régime alimentaire vient de paraître : *Orn. Beob.* 68, 161-178. — N. d. l. R.

PANIQUE ET AGRESSIVITÉ DE GROUPES D'OISEAUX EN PRÉSENCE D'INDIVIDUS D'ESPÈCES LOCALEMENT INSOLITES

par Renaud DELAVELEYE

1. — *Larus ridibundus* et population d'un marais.

Le lieu est une zone de 50 ha constituée par les mares d'épandage d'une sucrerie à Vauciennes, près de Villers-Cotterêts. En été, avant l'arrivée des nouvelles eaux, certaines d'entre elles sont de vrais étangs, d'autres sont boueuses, partiellement recouvertes d'une mince couche d'eau ; d'autres sont asséchées, envahies de végétation. Elles sont séparées par de hautes digues, de sorte qu'un homme ou un oiseau volant assez bas apparaissent soudainement devant les occupants d'une mare ; ceux-ci comprennent surtout des échassiers : nombreux vanneaux, divers chevaliers, bécassines, poules d'eau. En outre, un dortoir d'étourneaux y rassemble quelques milliers d'individus dans un bouquet de jeunes saules. D'autres passereaux, moineaux domestiques, hirondelles de cheminée, bergeronnettes grises y ont d'importants dortoirs. La zone est entourée d'une vaste plaine cultivée.

Quelque temps avant les faits dont il sera question, en septembre, un faucon crécerelle (*Falco tinnunculus*) vint chasser aux environs, surtout en fin d'après-midi. La première fois, ce fut la panique générale et, de la part des étourneaux, de furieuses réactions collectives. Puis, l'acoutumance se fit ; le rapace, survolant la plaine, ne déclenchait quelque réaction que s'il s'approchait trop du dortoir d'étourneaux.

Le jour de l'observation, en fin d'après-midi, la crécerelle chassait sans être trop inquiétée. J'observais, dissimulé au bord d'une grande mare partiellement inondée située près du dortoir. Les étourneaux, déjà assez nombreux, étaient encore assez dispersés en groupes lâches. Je ne sais si ce furent eux ou les vanneaux qui donnèrent les premiers l'alarme, mais une panique éperdue se

déclencha soudain : les vanneaux ne s'élevèrent pas en groupe et en criant mais se dispersèrent silencieusement, volant au ras du sol comme en cas de danger subit et sérieux. Les chevaliers s'envolèrent, poules d'eau et bécassines se réfugièrent dans les bordures épaisses, les étourneaux quittèrent le dortoir pour se plaquer par groupes dans divers massifs, les petits passereaux s'égaillèrent. Or, aucune silhouette d'homme ou de rapace n'était en vue. A ce moment, trois mouettes rieuses, harcelées par un petit groupe d'étourneaux, survolèrent le lieu à hauteur moyenne, fait assez banal qui ne semblait pas relié à la panique précédente.

Une heure plus tard, les oiseaux de la mare étaient revenus, sauf la plupart des vanneaux demeurés en plaine. Les étourneaux, à un stade plus avancé du rassemblement vespéral, étaient beaucoup plus nombreux et groupés, évoluant par troupes compactes. A ce moment, nouvelle panique, moins généralisée ; quelques échassiers restèrent sur place. La plupart des étourneaux se levèrent. Cette fois, la perturbatrice était sans nul doute une mouette rieuse qui tournait au-dessus de la mare à hauteur moyenne, dans l'intention évidente d'y descendre. Pour l'expulser, les étourneaux l'assailaient de tous côtés, déployant tout le luxe de leurs parades collectives : vols en écharpe, feintes d'attaque, plongées, manœuvres d'encerclement. De nouveaux groupes remplaçaient ceux qui s'écartaient, enserrant l'intruse dans un tourbillon continu de centaines d'oiseaux. Nul rapace n'eût tenu bon sous de tels assauts. La mouette, dont le type de vol est certainement plus stable, résistait avec une maîtrise impressionnante. Planant ou battant lentement des ailes, elle continua son vol en cercles, s'abaissant insensiblement ; elle ne se laissait guère dériver, ne perdit jamais l'équilibre. Les échassiers revenaient peu à peu sur la mare tandis que la foule des étourneaux s'acharnait toujours. Ils ne lâchèrent prise que lorsque la mouette, après un quart d'heure, fut arrivée à quelques mètres du sol. Une fois posée, elle ne suscita plus de réactions. Les échassiers les plus proches s'esquivèrent quelque peu provisoirement. Pendant tout ce tumulte, la crécerelle continuait de chasser sans guère être troublée.

Cette violente réaction de rejet n'est certes pas la règle : le 1^{er} mai 1971, trois mouettes survolèrent longtemps assez bas les environs du dortoir où plusieurs milliers d'étourneaux étaient réunis ; pas de vanneaux et très peu d'autres limicoles ; il n'y eut aucune réaction. Pour comprendre le contraste entre les deux épisodes,

on pourrait avancer plusieurs hypothèses : 1) D'autres mouettes auraient séjourné là récemment et déterminé une accoutumance. 2) La population d'étourneaux au dortoir ne serait pas la même, ceux-ci étant des oiseaux accoutumés aux mouettes. 3) Au printemps, les mouvements grégaires aux environs du dortoir sont beaucoup moins importants qu'en septembre ; la tendance aux manifestations collectives est donc moins accentuée. 4) Le survol a été cette fois plus tardif : la grande majorité des étourneaux étaient déjà posés et leur activité moindre. Ces essais d'explication sont hasardeux et montrent surtout que ce genre de réaction de panique et de rejet dépend de facteurs complexes et mal connus.

II. — *Otis tetrax* et *Corvus frugilegus*.

Le 27 septembre 1970, une outarde canepetière, chassée d'un pré, vole en rase-mottes et se pose dans un champ labouré. Sa silhouette au vol n'évoquait en rien celle d'un rapace ou d'un oiseau planeur. Elle éveilla pourtant l'agressivité de trois freux perchés au voisinage. Ils se posèrent à une dizaine de mètres de l'outarde et entamèrent une parade de menace, consistant à s'élever de 2-3 mètres, face à l'intruse, et à se laisser retomber à la même place. L'outarde n'esquissait aucun geste de recul, pointait parfois un bec menaçant vers les freux. Ceux-ci essayaient aussi de l'approcher en marchant ; leur démarche claudicante les rendait inoffensifs pour l'agile outarde qui, d'ailleurs, ne reculait pas ; au contraire, lorsque, dans l'intervalle de leurs feintes, les freux picoraient, elle courait vers eux pour examiner ce qu'ils prenaient et les freux s'esquivaient. Le manège des corvidés dura plus de dix minutes.

III. — *Loxia curvirostra* et avifaune locale.

Le fait fut noté à Louvrance près de lez-Wavre, dans notre moyenne Belgique, en 1962 qui comme ailleurs fut une année d'invasion de becs-croisés. Les années précédentes, un seul exemplaire avait été observé brièvement. Le 6 août, un premier individu isolé apparut. Il fut immédiatement pris en chasse par les pouillots, mésanges et autres petits passereaux qui le traquèrent de taillis en taillis jusqu'à ce qu'il disparut. Le 17 août, un groupe de becs-croisés se nourrissait sur des conifères, sans être inquiété, pas plus que ceux qui séjournèrent jusqu'en décembre.

IV. — *Hirundo rustica*, individu albinos.

On connaît dans le règne animal de nombreux exemples d'albinos rejetés par leurs congénères, périssant éventuellement de leurs blessures ou expulsés du lieu de nourrissage jusqu'à mourir d'inanition. D'autres fois, ce rejet est relatif ou inexistant.

A Louvrange, une hirondelle de cheminée entièrement blanche fut longuement observée, chassant plus ou moins en compagnie d'un petit groupe de congénères ; la plupart du temps, elle se tenait quelque peu à l'écart. Par moments, elle se mêlait aux autres qui la poursuivaient sans acharnement ni continuellement, l'incitant pourtant à s'écarter du groupe et par conséquent des meilleurs lieux de nourrissage momentanés. Cela ne semblait pas la gêner beaucoup ni empêcher une alimentation pratiquement normale.

Discussion

Il est surprenant qu'une mouette rieuse ait causé dans un marais une panique générale éperdue et ensuite les furieuses manœuvres d'expulsion de la part des étourneaux. L'ébauche de telles réactions eut certes été normale : souvent, des étourneaux poursuivent, plus ou moins par jeu, divers oiseaux assez grands : hérons, ramiers, corvidés, etc... ; d'autre part, un gros oiseau s'abattant brusquement dans un rassemblement d'espèces différentes peut provoquer une brève panique. Ces quelques réactions sont sans commune mesure avec le cas présent.

Dans cette région située à l'écart des rivières importantes, les mouettes rieuses sont des migratrices peu fréquentes, ne s'arrêtant guère. Très rarement, elles stationnent dans les champs. Mais, en admettant même que la plupart des étourneaux rassemblés à cette époque soient une population strictement locale, les vanneaux, les chevaliers et les bécassines étaient familiarisés avec les mouettes en d'autres lieux. La relative analogie entre le vol de l'espèce et celui des rapaces n'aurait pas dû les affoler. Le fait principal est qu'en ce lieu-ci, l'apparition de cet oiseau d'aspect vaguement inquiétant était insolite. Un élément secondaire a dû être la tendance des étourneaux à se livrer, à ce stade de leur rassemblement du soir, à des vols collectifs complexes et compacts. Par ailleurs, la crécerelle, à laquelle les étourneaux s'étaient accoutumés, chassait sans guère être importunée non loin de leur dortoir.

L'outarde, en butte à l'agressivité des freux, n'avait, ni au vol ni posée, l'allure d'un rapace prédateur. Dans la région, sa présence est exceptionnelle ; les freux pouvaient être issus d'une corbeautière locale et sédentaire.

Le bec-croisé pourchassé si vigoureusement n'avait apparemment rien de redoutable. Précurseur isolé d'une invasion, c'était pratiquement un inconnu ici, à la silhouette un peu particulière. L'accoutumance se fit bientôt et ses congénères furent par la suite laissés en paix.

L'accoutumance a pu jouer en faveur de l'hirondelle albinos que ses compagnes, peut-être habituelles, n'importunaient pas très sérieusement. Il peut d'ailleurs survenir une adoption complète d'un oiseau insolite. Ainsi dans la banlieue bruxelloise, une perruche bleue fut observée durant plusieurs jours, intégrée étroitement à une bande de moineaux qui ne la chassaient jamais.

Ces observations disjointes ne permettent pas de discussion plus ample sur les conditions du rejet, de la tolérance par accoutumance et de l'association avec des individus d'espèces différentes. De nombreux travaux existent sur ce sujet. Les conclusions qu'on en tire ne rendent pas compte de la complexité des faits. D'autres observations seraient nécessaires sur des oiseaux en liberté car la captivité crée des conditions trop artificielles.

122 rue du Bac, Paris 7^e.

Manuscrit reçu le 6 septembre 1971.

ÉTUDE ORNITHOLOGIQUE DU MASSIF DU PILAT (LOIRE)

par Philippe LEBRETON, Michel THÉVENOT,
Jean-Dominique LEBRETON et Hélène BRAEMER
(*Centre Ornithologique Rhône-Alpes*)

Le présent travail s'inscrit dans le double cadre des recherches conduites par le C. O. R. A. dans les Parcs et Réserves de la région Rhône-Alpes, et des études biogéographiques basées sur la notion de « district naturel » dans la dite région ; le massif du Pilat en effet représente une entité géographique et naturelle originale, constituant actuellement l'objet d'un plan de création de Parc Naturel Régional (LEBRETON 1969).

Après une description générale de la structure du massif et des milieux présents, nous donnerons une double liste systématique des oiseaux nicheurs et visiteurs ; deux chapitres plus spécialisés suivront ces données qualitatives, consacrés, l'un à l'analyse quantitative de l'avifaune nidificatrice du milieu forestier le plus représentatif du massif : la sapinière, l'autre à la synthèse de données recueillies pendant trois automnes consécutifs à l'un des principaux points de concentration migratoire de la région.

Nous tenterons enfin de tirer de ces documents quelques conclusions plus générales, relatives aux caractères biogéographiques et écologiques de l'avifaune du Pilat, notamment par comparaison avec des districts ou des régions proches, ou avec des milieux homologues.

I. — LE MASSIF DU PILAT

Cadre géographique (C. R. E. S. A. L. et O. N. F. 1968).

Dans le Sud du département de la Loire, à proximité immédiate de Saint-Etienne et peu au Sud-Est de Lyon (fig. 1), le massif du Pilat, ultime prolongement septentrional des Cévennes, est un

belvédère de granite, gneiss et micaschiste, surplombant la vallée du Rhône et culminant à 1.432 m au Crêt de la Perdrix.

Si les frontières naturelles sont nettes à l'Est, tout comme sur la face Nord/Nord-Est bordée par la vallée du Gier (affluent du Rhône), la délimitation est plus floue aux confins de la Haute-Loire (sur le versant atlantique de la ligne de partage des eaux, qui passe au cœur du massif) et, plus au Sud, au contact du département de l'Ardèche, avec le Pyfara, partie septentrionale du Haut-Vivarais. La zone centrale, vouée au Parc Naturel Régional et plus spécialement visée par cette étude, s'étend sur 58.500 ha (44 communes) mais le district naturel (n° 31 de la carte Rhône-Alpes) couvre quelque 950 km².

Climatologie (BONNET 1966).

Le climat, de type tempéré moyen à caractère montagnard accusé, est marqué par des températures moyennes annuelles faibles, le plus souvent inférieures à + 10 °C (+ 7,3 °C à Tarentaise), avec un régime thermique (sub)-continental et une forte pluviosité (1.270 mm au Crêt de la Perdrix) (fig. 2). L'enneigement est important (mais souvent discontinu), se prolongeant localement jusqu'en avril, voire en mai, et il n'y a pas moins de 100 jours de gel par an au-dessus de 800 m, cote moyenne du massif.

Le caractère des précipitations, élément essentiel du climat local (auquel est lié le taux de boisement), classe le Pilat parmi les moyennes montagnes françaises bien arrosées, comme le Jura par exemple, avec lequel il partage certaines similitudes.

Tempérons néanmoins ces remarques en soulignant qu'elles valent surtout pour les versants atlantique et septentrional et pour les sommets du massif, les versants Sud et Est connaissant des caractéristiques climatiques atténuées par une exposition plus favorable (Pélussin ne reçoit que 800 mm d'eau par an). Il existe donc un certain contraste climatique et écologique entre ces deux parties du massif, à quoi s'ajoute le facteur de diversification que constitue l'étagement altitudinal, du milieu collinéen aux croupes pseudo-alpines, en passant par les différents modes de l'étagement montagnard, qui forme l'essentiel de la couverture du massif.

Les milieux (d'après BONNOT 1969).

Compte-tenu de ces différents facteurs, les principaux milieux suivants peuvent être définis pour l'ornithologiste :

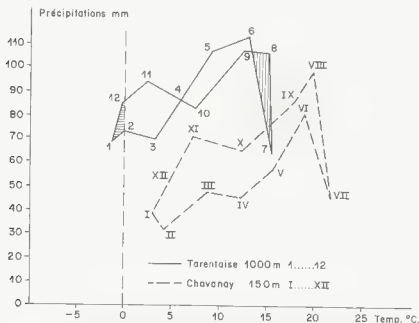


FIG. 2. — Climogrammes de deux stations du massif.

1...12 = indicatifs mensuels de Tarentaise ; I...XII = indicatifs mensuels de Chavanay. En abscisse, températures moyennes mensuelles en degrés Celsius. En ordonnée, précipitations moyennes mensuelles en millimètres.

Les deux stations présentent des diagrammes similaires, caractéristiques du climat continental. Néanmoins le climogramme de Tarentaise plus haut sur le graphique met en évidence le caractère arrosé des hauts massifs du Pilat. Le « bec de cigogne » (en hachuré vertical) de juillet marque bien la faible durée du plein été avec une belle association du creux pluviométrique et des températures maximales. La petite zone en hachuré horizontal de janvier révèle une grande rudesse hivernale.

— A l'étage collinéen, soit jusqu'à 600 ou 800 m selon l'exposition :

- 1) Les zones anthropogènes (cultures, prairies,...).
- 2) Les boisements feuillus : le Chêne rouvre *Quercus robur* (avec le Charme *Carpinus betulus*, le Frêne *Fraxinus excelsior*,...) est présent sur les versants Nord ; le Chêne pubescent *Quercus pubescens* et le Chataignier *Castanea sativa* lui sont homologues sur les versants bien exposés. Le Pouillot de Bonelli *Phylloscopus bonelli* est l'oiseau typique des chênaies thermophiles en taillis ; le Gobe-mouche noir *Ficedula hypoleuca*, bien que rare, est présent dans les chataigneraies.

— A l'étage montagnard :

3) Quelques cultures (céréales, pommes de terre,...) et prairies. Les faciès secs accueillent les oiseaux de la lande à Sarothamne, soit le Bruant jaune *Emberiza citrinella* et la Linotte *Carduelis cannabina* ; le Tarier *Saxicola rubetra* et la Caille *C. coturnix* peuplent les faciès plus humides.

4) Des formations feuillues (Hêtre *Fagus sylvatica*, Erable *Acer pseudoplatanus*,...), minoritaires et assez fragmentées, isolées ou parfois mêlées à des résineux.

5) Des formations résineuses, constituant l'essentiel des boisements :

a) le Sapin pectiné *Abies alba* est l'essence indigène type, en peuplements quasi monospécifiques ; il abrite (voir ci-dessous) les Roitelets huppé et triple-bandeau *R. regulus* et *ignicapillus*, la Mésange noire *Parus ater*, le Pinson *Fringilla coelebs*,... ;

b) L'Épicéa *Picea excelsa*, introduit depuis un siècle, est maintenant un élément « à part entière » du paysage forestier ; quelques peuplements de Sapin de Douglas *Pseudotsuga douglasii*, voire de Mélèze *Larix decidua* sur le versant rhodanien, sont cités pour mémoire ;

c) le Pin sylvestre *Pinus sylvestris* constitue, là comme ailleurs, le mode sec de l'étage ; il peuple les versants ensoleillés et secs et accueille diverses espèces comme la Mésange huppée *Parus cristatus*, le Pouillot de Bonelli *Phylloscopus bonelli*, le Circaète *Circaetus gallicus*.

6) Les pâturages, gagnés sur les forêts, les prés-bois et les lisières, sont les domaines du Pipit spioncelle *Anthus spinoletta*, du Pipit des arbres *A. trivialis* ou du Venturon *Carduelis citrinella*, voire de l'Alouette lulu *Lullula arborea*.

7) Les landes se présentant sous divers faciès :

a) celles à Genêt à balai *Sarothamnus scoparius* sont peuplées par le Bruant jaune, la Linotte, le Traquet pâle et résultent assez généralement du recul des activités humaines ;

b) celles à Genêt purgatif *Genista purgans* (à la limite Nord de son area) colonisent un sol plus rocailleux et ont un caractère plus sauvage ; l'hôte caractéristique en est le Bruant fou *Emberiza cia* ;

c) celles à Myrtilles (*Vaccinium myrtillus* et *uliginosus*) et à Fougères (*Pteridium aquilinum*) dérivent des peuplements de sous-bois et de leurs abords.

— Sans être absolument caractéristiques du milieu des landes, car ils habitent également certaines prairies et cultures, les Busards cendré et Saint-Martin *Circus pygargus* et *cyaneus* sont couramment rencontrés dans de tels biotopes ; c'est également le cas de l'Alouette lulu.

— A l'étage pseudo-alpin (*) :

8) Une pelouse à Graminées (*Nardus stricta* en particulier) et à Bruyère (*Calluna vulgaris*) couvre les croupes sommitales et correspond très vraisemblablement à un paraclimax résultant d'un déboisement séculaire et des conditions climatiques (froid, neige, vent) extrêmes ; le Hêtre *Fagus sylvatica* et des Sorbiers (*Sorbus aucuparia* et *aria*) y pénètrent à l'état de taillis souffreteux. Le peuplement avien est pauvre en espèces et en individus, peu caractéristiques de surcroît : Alouette des champs *Alauda arvensis*, Spioncelle, Faucon crécerelle *Falco tinnunculus*, et Busards rencontrés par ailleurs.

— A ces principaux milieux s'ajoutent quelques biotopes particuliers, dont l'intérêt relève souvent d'ailleurs de la géologie et de la botanique plus que de l'ornithologie proprement dite, ne serait-ce qu'en raison de leur caractère dispersé et de leurs surfaces plutôt restreintes :

9) Les cours d'eau (Furan, Ban, Gier, Janon,...) s'allongent sur 220 km environ et sont habités par la Bergeronnette des ruisseaux *Motacilla cinerea* et par le Cincle *C. cinclus*.

10) Les plans d'eau, artificiels (barrages du Gouffre d'Enfer, du Pas du Riot, du Pinay, de la Rive, voire de Ternay, ... entre 500 et 860 m d'altitude), couvrent environ 120 ha au total, sans avifaune notable, si ce n'est le Chevalier guignette.

11) Quelques milieux rocheux vont de l'éboulis (« chirats », cryoclastiques ?), avec le Rougequeue noir *Phoenicurus ochruros*, à la falaise (**) (Gouffre d'Enfer, Saut du Gier), avec l'Hirondelle de rochers *Ptyonoprogne rupestris*.

(*) L'étage subalpin n'est pas représenté au Pilat, malgré la curiosité forestière que constitue la persistance d'un petit boisement de Pin arole *Pinus cembra* et de Pin à crochet *Pinus montana* introduits au début du siècle.

(**) Soulignons à ce propos que le relief général du Pilat est « usé » et qu'il présente bien les formes douces caractéristiques des montagnes primaires du Massif Central avec surcreusement marqué des vallées (Gier).

12) Quelques tourbières à Linaigrettes *Eriophorum* sp., Trèfle d'eau *Menyanthes trifoliata*, Lycopodes *Lycopodium* sp., Sphaignes *Sphagnum* sp. pl., Droséras *Drosera rotundifolia*, ..., n'ont pas une densité et une superficie permettant l'accueil d'oiseaux particuliers.

Terminons cet inventaire des milieux en le complétant par quelques chiffres : forêts caducifoliées et forêts à feuilles persistantes se partagent pour 1/4 et 3/4 sensiblement les surfaces boisées, lesquelles assurent près de 40 % de la couverture du massif ; les résineux sont eux-mêmes répartis en 56 % de Sapin pectiné, 27 % de Pin sylvestre, 15 % d'Épicéa. Quant au peuplement humain permanent, qui marque de moins en moins de son empreinte la physionomie du massif (et se voit à cet égard relayé par l'emprise touristique à caractère péri-urbain et dominical, typique d'un Parc Naturel Régional), il est inégalement réparti et atteint en moyenne une densité de 49 habitants au km², en régression de 36 % sur le siècle écoulé.

II. — LISTES SYSTÉMATIQUES DES OISEAUX NICHEURS ET VISITEURS DU PILAT

(C. O. R. A. 1961-70)

La liste des *oiseaux nicheurs* dûment prouvés ou potentiels, c'est-à-dire dont la présence a été enregistrée à des dates ou dans des milieux favorables à la nidification, compte au moins 90 espèces ; celle des *oiseaux migrateurs et hivernants* non nicheurs (auxquels s'ajoutent les erratiques accidentels et nicheurs éventuels ou exceptionnels), avec environ 40 espèces, porte le total actuellement connu pour le massif du Pilat à quelque 130 espèces.

Oiseaux nicheurs.

RAPACES DIURNES. — La Buse variable *B. buteo* et la Bondrée apivore *Pernis apivorus* sont toutes deux nidificatrices, sans pouvoir préciser les densités respectives. L'Aulour *Accipiter gentilis* (noté en mai-juillet) et l'Épervier *A. nisus* (noté en mai) sont présents, mais le peuplement en est très diffus et les preuves concrètes de reproduction manquent encore. Plus « perceptibles », les Busards cendré et Saint-Martin *Circus pygargus* et *C. cyaneus* peuplent,

nous l'avons vu, les landes et pelouses, la densité du premier paraissant plus forte. Comme ailleurs, le Faucon crécerelle *Falco tinnunculus* est un ubiquiste, plus fréquent aux basses altitudes, tandis que quelques couples de Circaète Jean-le-Blanc *Circaetus gallicus* se cantonnent sur des pentes ou dans des combes boisées (arrivée précoce le 16 mars 1970). Nous n'avons pas noté le Faucon pèlerin *Falco peregrinus*, mais le Milan noir *Milvus migrans* peuple vraisemblablement quelques points bas de la périphérie du massif, moins prospectée, surtout sur le versant rhodanien.

GALLINACÉS. — La Perdrix grise *P. perdix* est absente (du moins à l'état spontané) et seules quelques rares observations de Perdrix rouge *Alectoris rufa* ont été faites (Bonzieu) ; le Faisan *Phasianus colchicus* a fait l'objet de quelques peuplements cynégétiques peu fructueux. En fait, le Gallinacé le mieux représenté (bien qu'irrégulier, comme partout, selon les années) est la Caille *C. coturnix* que l'on entend ou que l'on lève dans les prairies « grasses » et les cultures, vers 1.000-1.200 m particulièrement (Le Bessat par exemple).

COLUMBIDÉS. — La distribution de la Tourterelle des bois *Streptopelia turtur* est restreinte au soubassement collinéen (un individu a été observé le 15 juin 1968 peu en dessous de Rochetaillee, altitude 860 m) ; à plus forte raison en est-il de même de la Tourterelle turque *S. decaocto* présente dans des parcs à Rive-de-Gier et à St-Chamond-Izieux, soit au pied Nord du massif. Le Pigeon ramier *Columba palumbus* est un hôte relativement peu abondant des formations boisées.

COUCOU. — Le Coucou *Cuculus canorus* est évidemment représenté dans différents milieux.

RAPACES NOCTURNES. — Le Hibou Moyen-duc *Asio otus* est présent, ainsi que les Chouettes Chevêche *Athene noctua* (surtout sur le versant rhodanien, mais aussi à Tarentaise, altitude 1.000 m) et Hulotte *Strix aluco*, de loin le plus répandu des nocturnes. Aucune donnée sur la Chouette Effraie *Tyto alba*, ni sur la Chouette de Tengmalm *Aegolius funereus*, recherchée à plusieurs reprises dans des milieux écologiquement favorables. Par contre, deux captures relativement récentes de Hibou Grand-duc *B. bubo* (septembre 1961 et septembre 1969) ont été faites près de Pélussin et de Bourg-Argental, face rhodanienne du massif, à des altitudes plutôt basses.

ENGOULEVENT. — La nidification de l'Engoulevent *Caprimulgus europaeus* a été dûment prouvée en juillet 1968 (un œuf trouvé près du Col de la Croix de Monthieux) et des observations ont été faites en mai à Bonzieu, la Valla, Doizieux, en juin au barrage de Rive-de-Gier et en août au barrage du Pas du Riot.

MARTINETS. — Le Martinet noir *A. apus* est nicheur jusqu'au Bessat (1.160 m).

HUPPE. — La Huppe *Upupa epops* niche dans l'étage collinéen.

PICIDÉS. — Le Pic vert *Picus viridis* est plus répandu que le Pic épeiche *Dendrocopos major* ; il n'y a que quelques citations de Pic épeichette *D. minor*, apparemment restreint aux zones péri-urbaines du Nord du massif (Izieux, Saint-Etienne-La Métare). C'est par contre dans les sapinières (Tarentaise, Saint-Sauveur-en-Rue), plus rarement dans les hêtraies (Saint-Sabin), qu'est localisé le Pic noir *Dryocopus martius*, nicheur rare toutefois. Le Torcol *Jynx torquilla* est assez commun dans le collinéen (au-dessus de Saint-Etienne, Izieux, aux barrages du Pinay et de la Rive, mais aussi à Girodet, altitude 950 m, et sur le versant rhodanien).

ALOUETTES. — Alouette des champs *Alauda arvensis* et Alouette lulu *Lullula arborea* sont présentes, se répartissant selon le relief et l'ouverture de la végétation.

HIRONDELLES. — L'Hirondelle de cheminée *Hirundo rustica* n'est pas commune, restreinte à quelques habitations au-dessous de 1.000 m, contrairement à l'Hirondelle de fenêtre *Delichon urbica* qui ne semble toutefois pas coloniser le milieu rupestre. Quelques couples d'Hirondelles de rochers *Ptyonoprogne rupestris* peuplent des stations comme le barrage du Gouffre d'Enfer et la vallée du Janon.

MOTACILLIDÉS. — Le Pipit des arbres *Anthus trivialis* peuple le massif dès le collinéen (rappelons qu'il ne niche pas en plaine dans la région Rhône-Alpes) et jusqu'aux cimes, dans tous les milieux boisés convenablement ouverts. Plusieurs couples de Pipit spioncelle *A. spinoletta* sont présents dans les pâturages et pelouses des sommets (La Jasserie par exemple, 1.320 m), mais la nidification a été également observée plus bas à la Croix-de-Chaubouret, 1.190 m seulement (*). Malgré la présence de tourbières et la repro-

(*) L'altitude est remarquablement basse, mais il convient de rappeler l'effet écologique « d'insularité » auquel sont soumis les massifs isolés ou marginaux ; la même remarque vaudra pour le Venturon.

duction connue de l'espèce en certains points du Massif Central, le Pipit farlouse *Anthus pratensis* ne semble pas nicher dans le Pilat. La Bergeronnette des ruisseaux *Motacilla cinerea* est assez commune sur les cours d'eau et au bord des plans d'eau, tandis que la Bergeronnette grise *M. alba* a une distribution assez anthropile.

LANIIDÉS. — La Pie-grièche écorcheur *Lanius collurio* est répandue dans les zones cultivées et dans les landes, bien plus que la Pie-grièche à tête rousse *L. senator* (notée à Bonzieu, Roisey, Véranne, le Bessat, Bessey, Saint-Martin-en-Coailleux, notamment en juin et juillet).

CINCLE et TROGLODYTE. — Le Cincle *C. cinclus* a été noté près des barrages de Rochetaillée et de la Rive, ainsi que dans les gorges de Mallevai (versant rhodanien). Le Troglodyte *T. troglodytes* est une espèce commune, sans doute favorisée par le climat assez humide et la richesse des fourrés.

ACCENTEURS. — L'Accenteur mouchet *Prunella modularis* (qui ne niche pas en plaine dans la région) est un nicheur commun, non seulement en sous-bois mais aussi dans les landes.

TURDIDÉS. — Le Traquet pâtre *Saxicola torquata* est présent aux basses altitudes (Bonzieu,...) mais des observations en ont également été faites (3 juin 1962, 16 juin 1963, 24 juillet 1971) dans les parages de l'Oeillon, soit de 1.230 à 1.325 m d'altitude, en exposition Sud. Le Tarier *S. rubetra* quant à lui, se rencontre près des cultures et des prairies humides (Le Bessat,...), surtout de 1.000 à 1.250 m semble-t-il, mais aussi à Bonzieu, soit à 500 m. Il est assez curieux que le Traquet motteux *Oe. oenanthe*, présent dans les milieux homologues de la Haute-Loire, n'ait jamais été cité à la saison des nids. Le Rougequeue noir *Phoenicurus ochruros* hante les habitations et les pierriers, tandis que le Rougequeue à front blanc *Ph. phoenicurus* ne se restreint pas davantage aux villages mais peuple aussi les boisements (L'Oeillon, 1.300 m, juin 1962). Le Rougegorge *Erithacus rubecula* est une des espèces forestières les plus communes, mais le Rossignol *Luscinia megarhynchos* n'est noté qu'aux basses altitudes. Les deux Grives musicienne et draine *Turdus philomelos* et *viscivorus* sont assez bien représentées, la première cantonnée dans les boisements purs de résineux, la seconde (plus commune) habitant des milieux forestiers plus mêlés ou plus ouverts ; le Merle noir *Turdus merula* est répandu.

SYLVIIDÉS. — La Fauvette des jardins *Sylvia borin* et la Fauvette grisette *S. communis* ne semblent pas dépasser le collinéen (toutefois une Grisette chantait le 3 juin 1962 à l'Oeillon ; cf. Traquet pâtre) tandis que la Fauvette à tête noire *S. atricapilla* a été également notée dans des sapinières vers la cote 1.000. Une Fauvette orphée *S. hortensis* a été baguée à Izieux le 4 mai 1965 et l'espèce est observée assez régulièrement en raison de nidification depuis 1969 à Rive-de-Gier, au pied Nord du massif. Le Pouillot vélocé *Phylloscopus collybita* est assez commun ; le Pouillot de Bonelli *Ph. bonelli* est abondant dans les milieux favorables (taillis de chênes, boqueteaux de pin).

RÉGULIDÉS. — Les deux Roitelets huppé et triple-bandeau *R. regulus* et *ignicapillus* sont communs et leurs niches écologiques ne semblent pas particulièrement distinctes.

MUSCICAPIDÉS. — Bien que rares (quelques couples), le Gobe-mouche noir *Ficedula hypoleuca* (barrages de Ternay et de la Rive) et le Gobe-mouche gris *Muscicapa striata* (Planfoy, barrage de la Rive) ont été notés comme nicheurs ; pour la première espèce, la comparaison est à faire avec les populations ardéchoises.

PARIDÉS. — Six espèces de Mésanges sont représentées : charbonnière, bleue, noire, huppée, nonnette et à longue queue, *Parus major*, *caeruleus*, *ater*, *cristatus*, *palustris* et *Aegithalos caudatus* ; malgré une observation exceptionnelle (mi-octobre 1969 à la Barbanche), la Mésange boréale *P. atricapillus* ne peuple pas le Pilat.

SITTELLE. — La Sittelle *Sitta europaea* est présente, mais localisée dans certains milieux de basse altitude.

CERTHIIDÉS. — Le Grimpereau des jardins *Certhia brachydactyla* se rencontre même dans les formations de résineux et une citation de Grimpereau des bois *C. familiaris* a été faite dans la sapinière de Tarentaise (voir ci-dessous).

BRUANTS. — La répartition (notamment l'étagement) des Bruants est digne d'intérêt : quelques Proyers *Emberiza calandra* et Zizis *E. cirlus* dans le collinéen (Bonzieu, Saint-Martin-en-Coailleux, Sainte-Croix-en-Jarez, ...), le Bruant jaune *E. citrinella* assez commun dans les cultures et landes à Sarothamne du montagnard, le Bruant fou *E. cia* dans les landes à Genêt purgatif, l'Ortolan *E. hortulana* en certains points (Mallevall, Appolinard, Montagny) du versant rhodanien, ainsi qu'à Sainte-Croix-en-Jarez.

FRINGILLIDÉS. - Le Pinson des arbres *Fringilla coelebs* est évidemment commun ; le Verdier *Carduelis chloris* et le Chardonneret *C. carduelis* sont des nicheurs moins répandus que la Linotte *Carduelis cannabina*, à qui les landes offrent le biotope convenable en surfaces appréciables. Le Venturon *Carduelis citrinella* est assez fréquent aux lisières supérieures des forêts (La Jasserie), mais a niché en 1968 aux Palais du Bessat, soit à 1.100 m seulement ; à une telle altitude, il est théoriquement rejoint par le Serin cini *Carduelis serinus* (Tarentaise, la République), plus commun évidemment dans le collinéen. Le Ber-croisé *Loxia curvirostra* est sporadiquement (automne 1961, hiver 1963-64, automne 1966, printemps 1967, automne 1968-été 1969) un hôte parfois commun. Le Bouvreuil *P. pyrrhula* est assez fréquent dans les formations boisées.

PLOCEIDÉS. - Le Moineau domestique *Passer domesticus* se rencontre évidemment dans toutes les agglomérations, mais le Moineau friquet *Passer montanus* atteint à peine la cote 1.000 (Planfoy, la Barbanche en octobre, Tarentaise en mars et début avril).

ETOURNEAU et CORVIDÉS. — L'Etourneau *Sturnus vulgaris*, le Choucas *Coloeus monedula* et la Pie *P. pica* sont nicheurs, uniquement dans le collinéen semble-t-il, et les seuls Corvidés rencontrés au-delà en saison de reproduction sont la Corneille *Corvus corone* et le Geai *Garrulus glandarius*.

Oiseaux migrateurs et hivernants.

La Cigogne blanche *C. ciconia* a été notée assez rarement au printemps (une le 19 mars 1962 à Bourg-Argental, deux le 3 avril 1962 à Maclas) et à l'automne (30 le 9 août 1967 à Saint-Chamond puis Firminy, 80 le 22 août 1966 au Col de la République). Malgré la proximité de la Dombes et du Forez, il n'y a pas d'autre citation d'Ardéidés que la mention locale d'un « Héron cendré » *Ardea* sp. (date non précisée) au barrage du Pas du Riol.

Les Anatidés ne fournissent que des citations sporadiques : Colvert *Anas platyrhynchos* en octobre 1969 à la Barbanche, Sarcelle d'été *A. querquedula* le 26 mars 1967 au barrage du Pinay, Fuligule milouin *Aythya ferina* le 24 mars 1967 au barrage de Ternay.

Parmi les Rapaces diurnes, la présence d'un Aigle botté *Hieraaetus pennatus* (23 mai 1968 à Parraqueue) et d'un Aigle de Bonelli *H. fasciatus* (1^{er} mai 1968 au Collet de Doizieu) revêt un caractère accidentel ; le Milan royal *M. milvus* est par contre un migrateur

régulier (octobre) alors que (mêmes dates) le Busard des roseaux *Circus aeruginosus* et le Faucon émerillon *F. columbarius* (19 octobre 1968, la Barbanche ; 13 octobre et 10 novembre 1968, Rive-de-Gier) sont rares. Il y a quelques citations de Faucon hobereau *F. subbuteo* : le 25 juin 1970 à la Valla, le 23 septembre 1968 à la Croix-de-Chaubouret, le 18 juin 1971 à la Jasserie, le 17 juillet 1971 à l'Ocillon ; nicheur éventuel ?

La Bécasse des bois *Scolopax rusticola*, la Bécassine des marais *G. gallinago* et, d'après des renseignements cynégétiques, la Bécassine sourde *Limnocryptes minimus* sont de passage régulier, bien que peu abondant. Le Chevalier guignette *Tringa hypoleucos* a été observé en mai (le 2 mai 1971 au barrage de la Rive, le 5 mai 1968 à Saint-Genest-Malifaux, le 23 mai 1968 au barrage du Pas du Riot) et en septembre, mais ce ne sont point là des dates permettant d'affirmer l'idée d'une nidification. Un Vanneau huppé *V. vanellus* a été observé le 9 mai 1971 à Longes, contreforts rhodaniens du massif.

Le Pigeon colombin *Columba oenas* (qui accompagne alors le Ramier) présente un petit passage d'automne (voir ci-dessous) mais une observation de deux oiseaux a été faite le 1er mai 1969 au plateau de la Barbanche. Un cadavre de Hibou Petit-duc *Otus scops* a été trouvé le 22 septembre 1966 au barrage de Ternay et le chant aurait été noté au-dessus de Saint-Etienne (La Métare) en mai 1966 et au barrage de Rive-de-Gier en juin 1969, ce qui n'exclut pas la possibilité d'une nidification.

Deux observations de Martin-pêcheur *Alcedo atthis* ont été faites en septembre 1967 au barrage de la Rive et en octobre 1969 au barrage du Pas du Riot.

Le Pipit farlouse *Anthus pratensis* (en octobre et comme hivernant) et la Bergeronnette printanière *Motacilla flava*, moins abondante et plus précoce (dernières le 10 octobre 1969), sont notés au passage d'automne. Il y a quelques citations de septembre à novembre et le 9 avril 1967 de la Pie-grièche grise *Lanius excubitor*.

Deux captures de Jaseurs de Bohême *Bombycilla garrulus* (fin novembre 1965, bagué en Belgique ; 15 décembre 1965, bagué en Finlande) ont été faites pendant la saison d'invasion européenne 1965-66 ; un troisième spécimen figure naturalisé à Chavanol.

L'Accenteur alpin *Prunella collaris* aurait été noté à deux reprises (printemps 1966 et 1971), mais il ne peut s'agir que d'oiseaux venant des Alpes.

Le Traquet moiteux *Oe. oenanthe* est régulier au passage d'automne et a été noté le 4 mai 1967 à Saint-Sabin ; l'observation d'une femelle de Merle de roche *Monticola saxatilis* (« Oppidum » de Saint-Sabin, 23 avril 1967) doit attirer l'attention sur cette espèce discrète, nidificatrice éventuelle.

La Grive litorne *Turdus pilaris* hiverne alors que le Merle à plastron *T. torquatus* passe régulièrement en octobre et plus rarement en avril (un oiseau bague en octobre 1968 à Helgoland trouvé mort le 19 avril 1969).

Le Pouillot fitis *Phylloscopus trochilus* a été noté quelques fois en mai et une fois en juin (19 juin 1969, Tarentaise) ; le Pouillot siffleur *Ph. sibilatrix* a été rarement rencontré à Izieux en avril et en août, à Rive-de-Gier en mai ; l'Hypolaïs polyglotte *Hippolaïs polyglotta*, noté le 4 avril 1969 à Rive-de-Gier, peuple vraisemblablement les faciès chauds du collinéen mais il convient de souligner que l'espèce échappe assez facilement aux observateurs non prévenus ; trois mentions de Rousserolle effarvatte *Acrocephalus scirpaceus* (mai et octobre) à Saint-Chamond - Izieux.

Il y a quelques citations (septembre, octobre, avril) de Tichodromes *Tichodroma muraria* dans les parois du Gouffre d'Enfer et du Saut-du-Gier ; il s'agit certainement de transhumants en provenance des Préalpes distantes de moins de 100 km.

Le Bruant des roseaux *Emberiza schoeniclus* a eu un passage non négligeable en octobre 1967 au Col de la Barbanche. Le Pinson du Nord *Fringilla montifringilla* arrive en octobre et hiverne en petit nombre, notamment dans les hêtraies ; son statut est assez proche de celui du Tarin *Carduelis spinus*, plus commun en mars. Des observations hivernales (février et décembre 1969) de Sizerins *Carduelis flammea* ont été faites à Rive-de-Gier, pied Nord du massif. Une citation de Gros-bec *C. coccythraustes* a été faite le 6 mars 1966 au-dessus de Saint-Etienne (La Métare) et un individu aurait été observé le 3 mai 1970 au Bessat ; hivernage important en 1969-70.

Une mention de Lorient *O. oriolus* le 17 mai 1966 à Rochetaillée n'implique pas nidification qui, de toutes manières, serait restreinte aux basses altitudes. Il y a un petit passage de Corbeaux freux *Corvus frugilegus* en automne (Le Planil) et un hivernage modeste aux basses altitudes (Bonzieu) ; des citations de Cassenoix *Nucifraga caryocatactes* (en relation avec les « invasions » ?) auraient été faites mais demandent confirmation.

III. — L'AVIFAUNE D'UNE SAPINIÈRE : ÉTUDE SUR QUADRAT AU PRINTEMPS 1969 (*)

LA SAPINIÈRE DU GRAND-BOIS

Le quadrat est situé dans la sapinière dite du Grand-Bois qui s'étend de 780 à 1.300 m d'altitude au cœur même du massif du Pilat (fig. 1). Le poste météorologique de Tarentaise qui fonctionne à 1.000 m d'altitude et à proximité du centre de la forêt donne une idée assez précise du climat local (fig. 2).

Le quadrat comprend la parcelle 13 et une partie des parcelles 14 et 17 de l'aménagement forestier ; il est orienté au Nord et son altitude varie de 1.120 à 1.180 m avec une pente de 15 % à 40 %.

Le mode d'exploitation sylvicole qui conditionne la physionomie de la végétation, si importante en ornithologie, est la futaie jardinée. Cette méthode consiste à entretenir sur la même parcelle des arbres de toutes les classes d'âge. Pratiquement on trouve ici des sujets de 1 à 180 ans dont le diamètre atteint 0,95 m et dont la densité oscille autour de 235 souches à l'hectare. Ce type d'exploitation donne à la forêt un aspect pluristratifié assez proche du type climacique.

Du point de vue physionomique, j'ai pu diviser le quadrat en trois zones distinctes, surtout d'après l'aspect de la strate arbustive (fig. 3 et 4) :

a) dans une première zone, couvrant approximativement 5 ha, soit 40 % de la surface du quadrat, le type *futaie jardinée* est bien réalisé : la strate arborescente assez dense comporte des arbres d'âges échelonnés, la strate arbustive est rendue importante par la présence de nombreuses taches de régénération de sapins.

b) du fait d'un déficit en jeunes arbres, la seconde zone présente un aspect tendant à la *futaie pleine* : tous les arbres ont sensiblement le même âge et sont en général assez vieux ; la strate arbustive, souvent peu dense et discontinue, est essentiellement formée du Sorbier des oiseaux *Sorbus aucuparia* L. Ce milieu, plus ouvert que le précédent a une superficie de 6,5 ha soit 52 % du total. Il est bien évident que tous les intermédiaires existent entre ces deux types physionomiques et que leur distinction est quelquefois difficile, l'ensemble étant très homogène à l'échelle de la forêt.

(*) Cette étude, réalisée par l'un d'entre nous (M. T.), a fait l'objet d'un D. E. A. d'Ecologie soutenu devant la Faculté des Sciences de Lyon.

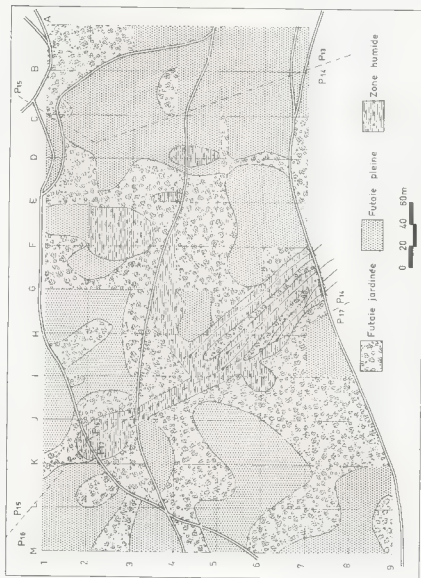


FIG. 3. — *Physionomie de la végétation sur le quadrat.*
En fond de carte le relevé topographique du quadrat.

FIG. 4. — *Diagramme physionomique des zones « futaie jardinée » et « futaie pleine ».*

Transect 1 : type futaie jardinée. Transect 2 : type futaie pleine.
S I = strate herbacée, S II = strate suffrutescente, S III = strate arborescente, S IV = strate arborescente, Ab = *Abies alba*, P = *Picea abies*, F = *Fagus sylvatica*, R = *Rubus hirtus*, V = *Vaccinium myrtillus*, A = *Athyrium filix-femina*, D = *Deschampsia flexuosa*, M = *Maianthemum bifolium*, S = *Sorbus aucuparia*.

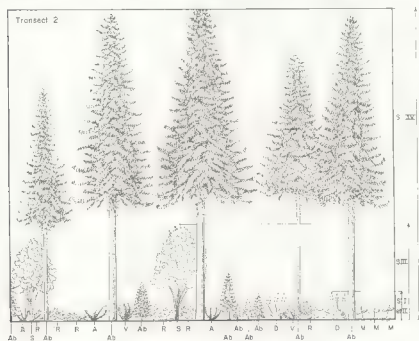
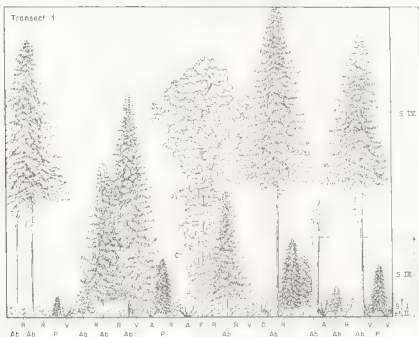


TABLEAU I

Principales espèces composant les diverses strates de végétation du quadrat

Strate arborescente	Strate arbustive	Strate suffrutescente	Strate herbacée	
			sous-bois <i>sensu stricto</i>	zones humides
<i>Abies alba</i> MILLER <i>Picea abies</i> (L.) <i>Fagus sylvatica</i> L.	<i>Sorbus aucuparia</i> L. <i>Sambucus racemosa</i> L. <i>Sorbus aria</i> (L.) <i>Acer pseudo-platanus</i> L. <i>Lonicera xylosteum</i> L. <i>Ilex aquifolium</i> L. + Semis des espèces arborescentes.	<i>Rubus hirtus</i> WALDST. & KIT. <i>Vaccinium myrtillus</i> L. <i>Rubus idaeus</i> L.	<i>Athyrium filix-femina</i> (L.) <i>Deschampsia flexuosa</i> (L.) <i>Maianthemum bifolium</i> (L.) <i>Polygonatum verticillatum</i> (L.) <i>Prenanthes purpurea</i> L. <i>Luzula sylvatica</i> (HUBS.) <i>Oxalis acetosella</i> L. <i>Millium effusum</i> L. <i>Asperula odorata</i> L. <i>Galium saxatile</i> L. <i>Digitalis purpurea</i> L. <i>Hieracium pilosella</i> L. <i>Melampyrum pratense</i> L.	<i>Adenostyles alliariae</i> (GOUAN) <i>Ranunculus aconitifolius</i> L. <i>Doronicum austriacum</i> JACQ. <i>Impatiens noli-tangere</i> L. <i>Chrysosplenium oppositifolium</i> L. <i>Blechnum spicant</i> (L.) <i>Caltha palustris</i> L. <i>Veronica officinalis</i> L. <i>Lysimachia nemorum</i> L. <i>Cardamine amara</i> L. <i>Moehringia trinervia</i> (L.) <i>Ajuga reptans</i> L. <i>Cardamine pratensis</i> L. <i>Silene dioica</i> (L.) <i>Stellaria holostea</i> L. <i>Geranium nodosum</i> L.

Les espèces sont citées par ordre d'abondance décroissante, les dominantes en caractères gras.

c) la troisième zone, beaucoup plus réduite (1 ha soit 8 % de l'ensemble), constitue les *zones humides* : sources, ruisselets, petites tourbières ; la strate arborescente, très peu développée, est constituée en particulier d'Épicéas *Picea abies* L. plantés et de quelques Erables sycomores *Acer pseudo-platanus* L. ; la strate arbustive par contre atteint ici une belle extension, elle est surtout composée du Sureau rouge *Sambucus racemosa* L. et du Camerisier noir *Lonicera xylosteum* L. ; de même la strate herbacée est très luxuriante (Mégaphorbiée).

Malgré ces divergences physiologiques, la sapinière du Grand-Bois est remarquablement homogène du point de vue floristique. C'est une sapinière à Myrtille *Vaccinium myrtillus* L. dont les principales essences sont données dans le tableau I.

Avec 96 % des espèces arborescentes, le Sapin pectiné *Abies alba* MILL. domine largement sa strate ; l'Épicéa, introduit, et le Hêtre *Fagus sylvatica* L., spontané, sont disséminés en petit nombre sur toute l'étendue de la parcelle d'étude. Dans la strate suffrutescente, la Ronce *Rubus hirtus* WALDST. & KIT. règne souvent et forme la plus grande partie du recouvrement végétal du sol, elle est accompagnée de la Myrtille, prépondérante dans certaines zones moins éclairées. Le Framboisier *Rubus idaeus* L. se rencontre çà et là dans les zones humides et le long des chemins. La strate herbacée est homogène, peu variée, souvent discontinue dans le sous-bois *sensu stricto* ; par contre, dans les zones humides elle recouvre entièrement le sol et est beaucoup plus riche en espèces. La strate muscinale est bien développée et on y a noté : *Dicranum scoparium*, *Mnium affine*, *Polytrichum* sp., *Hypnum* sp. et un *Sphagnum* dans les tourbières. Enfin les lichens sont abondants sur les troncs et les souches.

MÉTHODE UTILISÉE

Après les nombreuses études quantitatives portant sur les populations de passereaux forestiers, parues ces dernières années, il apparaît inutile de rappeler les principes de la méthode désormais classique des quadrats. Je me bornerai ici à préciser les modalités pratiques d'application que j'ai utilisées.

1. — Aménagement du quadrat.

Sur la parcelle choisie j'ai procédé à la mise en place d'un qua-

drillage de 40 m de côté. Les repères consistaient en des indicatifs (lettres et chiffres) peints en jaune sur les troncs des arbres à une hauteur d'environ trois mètres. Cet intervalle assez faible fut choisi en raison de l'aspect relativement fermé du milieu. D'une surface de 12,5 ha, le quadrat ainsi balisé se présente grossièrement comme un rectangle de 500 m de long sur 250 m de large. Il fut cartographié sur un plan au 1/2.000^e remplissant une feuille de format 21 × 27 cm.

2. — Déroutement des relevés.

Lors de chaque visite, tous les contacts obtenus sont notés ; un signe conventionnel précise leur nature (chant, cri, contact visuel ...). La grande majorité des relevés ont eu lieu le matin juste après le lever du soleil, quelques-uns se déroulèrent en fin d'après-midi pour localiser certaines espèces (Turdidés). Ils avaient une durée moyenne de trois heures.

Lors de chaque relevé, le quadrat entier était parcouru systématiquement suivant un itinéraire fixe, mais en inversant chaque fois le sens du parcours. Cet itinéraire suit une ligne de repères sur deux : aucun point de la parcelle n'est donc à plus de 40 m de l'observateur. A chaque relevé est attribué un numéro. Au retour de la visite, les contacts sont transcrits sur d'autres plans similaires, un par espèce en les affectant du numéro du compte correspondant.

Les relevés ont débuté le 15 avril et se sont poursuivis jusqu'en août. Une quinzaine de plans ayant servi à l'établissement des cantons ont été remplis (4 en avril, 5 en mai, 3 en juin et 3 en juillet). Le nombre élevé de visites, leur début relativement tardif, s'expliquent par la rudesse du climat local (l'enneigement s'est prolongé jusqu'à la fin mars, il a encore neigé le 17 avril et même le 8 juin !) qui a provoqué un retour échelonné des migrateurs et des transhumants, donc un long étalement de la saison de reproduction sur le quadrat (fig. 5). C'est ainsi que le Rouge-gorge ne s'est manifesté qu'à partir du 24 avril, la Fauvette à tête noire seulement le 28 mai. L'effectif complet de cette espèce ne s'est stabilisé qu'après la mi-juin, alors qu'à cette époque nombre d'ex-hivernants avaient déjà terminé leur nidification. Je me suis donc servi de groupes de relevés différents, décalés dans le temps, pour établir les cantons des diverses espèces. Bien évidemment pour chaque espèce, tous les relevés de la période choisie ont été utilisés pour permettre une stricte application des tests de validité.

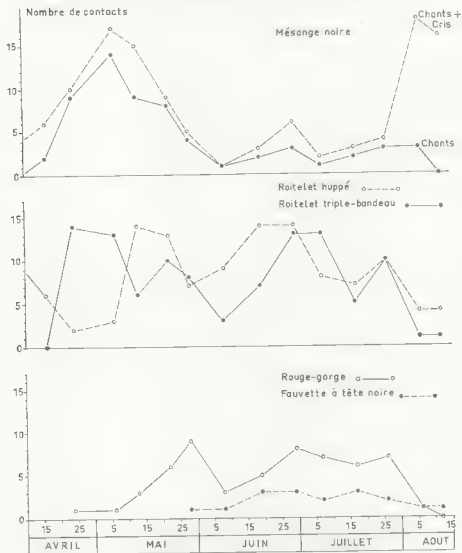


FIG. 5. — Variations du nombre des contacts d'avril à août pour quelques espèces nicheuses.

3. — Critères de validité.

Pratiquement, seuls les contacts de chant ont été utilisés et j'ai pris comme critères ceux généralement admis à l'heure actuelle (BLONDEL 1965, BOURNAUD et ARIAGNO 1969). Pour qu'un mâle soit réellement considéré comme cantonné, il doit avoir fourni :

a) Un contact de chant simultané avec son voisin.

b) Un nombre minimum de contacts, par exemple 4 dans le cas de 10 visites comme le recommande le Symposium d'Amnarnäs. (Pour une normalisation des résultats de dénombrement d'oiseaux, voir *Le Jean-le-blanc* 1969, 8 : 25-30).

c) Mais suivant BOURNAUD et ARIAGNO, j'ai exigé que ces contacts n'aient pas eu lieu de façon trop discontinue dans la saison : le couple doit s'être manifesté au moins trois fois lors de quatre visites consécutives.

RÉSULTATS OBTENUS

L'étude sur quadrat a été précédée et complétée par une série de sondages qualitatifs réalisés dans l'ensemble de la sapinière ; ces visites m'ont permis d'obtenir des données sur l'avifaune de l'ensemble du massif forestier, sur le statut des diverses espèces nicheuses et sur l'avifaune hivernante. Les résultats obtenus sont résumés sur les tableaux II et III.

1. Remarques sur les espèces contactées.

a) Espèces nicheuses dans la sapinière (Tab. II)

Pinson des arbres. C'est l'espèce la plus abondante : 16 couples sur le quadrat. Avec cette densité (12,8 couples aux 10 ha) elle représente 20 % de la population totale. Le Pinson hiverne en partie dans la sapinière, mais ici, à 1.100 m d'altitude, il est presque entièrement transhumant. Premier chant le 14 mars, jour où un fort passage fut noté ; dès le 7 avril l'effectif définitif de l'espèce est atteint.

Mésange noire. Avec le Roitelet huppé et la Mésange huppée, c'est l'élément prédominant de l'avifaune hivernale de la sapinière, sa nidification est la plus précoce, 14 couples ont niché sur le quadrat représentant une densité de 11,2 couples aux 10 ha soit 17,5 % de la population totale.

Roitelet huppé. Autre hivernant largement représenté sur le quadrat : 13 couples soit 10,4 couples aux 10 ha et 16,3 % de la population.

Roitelet triple-bandeau. C'est un migrateur total dont le retour se situe fin avril (23 avril pour les premiers individus notés) ; cette espèce atteint une densité de 9,6 couples aux 10 ha soit 15 % de la

TABLEAU II

Espèces nicheuses dans la sapinière du Grand-Bois

Espèces présentes sur le quadrat					Espèces absentes du quadrat	
Densité établie	N	D	Densité non établie	N	à grands cantons	à cantons disséminés
<i>Fringilla coelebs</i> L.	16	12,8	<i>Strix aluco</i> L.	1	<i>Dendrocopos major</i> (L.)	<i>Turdus merula</i> L.
<i>Parus ater</i> L.	14	11,2	<i>Dryocopus martius</i> L.	1	<i>Buteo buteo</i> (L.)	<i>Sitta europea</i> L.
<i>Regulus regulus</i> (L.)	13	10,4	<i>Turdus philomelos</i> BREHM	1	<i>Columba palumbus</i> L.	<i>Pyrrhula pyrrhula</i> (L.)
<i>Regulus ignicapillus</i> (TEMM.)	12	9,6	<i>Garrulus glandarius</i> (L.)	?	<i>Turdus viscivorus</i> L.	<i>Phylloscopus collybita</i> (VIEILLOT)
<i>Troglodytes troglodytes</i> L.	6	4,8	<i>Loxia curvirostra</i> L.	1 bande	<i>Accipiter gentilis</i> (L.)	
<i>Erithacus rubecula</i> (L.)	6	4,8				Espèces aquatiques
<i>Parus cristatus</i> L.	5	4,				
<i>Certhia brachydactyla</i> BREHM	3	2,4				
<i>Sylvia atricapilla</i> (L.)	3	2,4				<i>Cinclus cinclus</i> (L.)
<i>Prunella modularis</i> (L.)	2	1,6				<i>Motacilla cinerea</i> TUN- TAILL

N = nombre de couples présents sur le quadrat, D = densité ramenée à 10 hectares

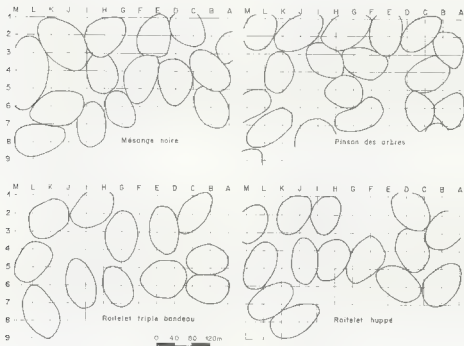


FIG. 6. — Distribution des territoires des quatre espèces à forte densité.

population. La présence des deux Roitelets en nombre à peu près égal est à noter. Lors de l'arrivée du Roitelet triple-bandeau, les chants du Roitelet huppé tombèrent à un niveau très bas (fig. 5) ; s'agissait-il d'une légère compétition interspécifique lors de l'installation territoriale du Triple-bandeau ? ou d'une coïncidence entre l'arrivée de cette espèce et la première couvée du Roitelet huppé ?

Chez les quatre espèces précédentes aucune tendance préférentielle pour un des types physiologiques décrits sur le quadrat n'apparaît dans la distribution des cantons. La colonisation du milieu par ces espèces bien adaptées est pratiquement totale (fig. 6).

Troglodyte. Six couples ont été recensés, soit 4,8 couples aux 10 ha ; en partie transhumante, cette espèce manifeste une préférence marquée, concrétisée par la situation de ses territoires, pour les zones humides et en particulier les ruisselets (fig. 7), ce qui est très conforme aux exigences écologiques de l'espèce d'autant plus qu'elle trouve là les branches basses des Epicéas plantés (contrairement au Sapin, l'Epicéa ne s'élague pas naturellement ici) et une

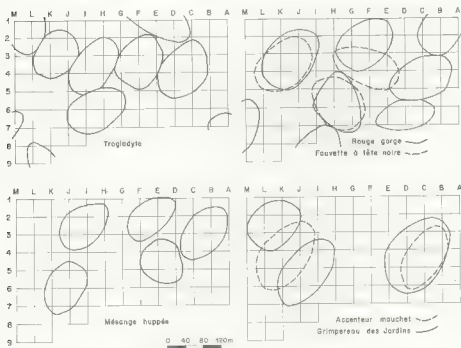


FIG. 7. — Distribution des cantons des espèces dont la densité est inférieure à 10 couples aux 10 ha.

végétation arbustive beaucoup plus réduite ailleurs. Le même phénomène se retrouve chez le Rouge-gorge et la Fauvette à tête noire.

Rouge-gorge. Seul représentant de la famille des Turdidés sur le quadrat, avec il est vrai le couple de Grives musiciennes, le Rouge-gorge a une densité de 4,8 couples aux 10 ha (6 couples sur le quadrat). C'est un transhumant total dont l'arrivée tardive est échelonnée suivant l'altitude. Sur le quadrat le premier chant se manifesta le 24 avril ; l'effectif total de l'espèce était atteint le 22 mai. Par comparaison avec d'autres milieux semblables et en particulier avec les sapinières du Jura (FROCHOT com. pers.) on constate ici un déficit en Turdidés : faible densité de la Grive musicienne, du Merle noir, absence du Rougequeue à front blanc. Ce phénomène semble en partie lié à une relative sécheresse de la sapinière étudiée, « sécheresse pédologique » déterminée, malgré l'abondance des précipitations, par la structure filtrante du sol d'origine granitique. Comme pour les Sylviidés, la faiblesse de la végétation buissonnante joue un rôle.

Mésange huppée. Cette espèce hivernante compte 5 couples sur le quadrat soit une densité de 4 couples aux 10 ha. C'est la relative abondance des arbres morts, des troncs et des souches pourrissants, qui a favorisé cette espèce et a aussi conditionné la présence du Pic épeiche et surtout du Pic noir. Un nid de Mésange huppée creusé dans le tronc d'un Sapin mort à environ 1,50 m du sol fut découvert le 13 mai ; la femelle couvait.

Grimpereau des jardins. Les trois couples nicheurs dénombrés (2,4 couples aux 10 ha) présentent un attrait certain pour les zones de type futaie pleine, riches en vieux arbres espacés. Deux nids furent découverts, l'un d'eux, placé dans le sommet creux d'un tronc de Sapin brisé, contenait des jeunes nourris dès le 23 mai ; le second, classiquement situé entre le tronc et l'écorce d'un vieil arbre à 3 m du sol, contenait 4 œufs le 28 mai. L'espèce est hivernante.

Fauvette à tête noire. L'arrivée de ce migrateur sur le quadrat fut vraiment tardive, le premier couple ne s'étant manifesté que le 28 mai (fig. 5) et les trois couples nicheurs n'étant installés que le 19 juin. L'espèce est exclusivement cantonnée dans les zones humides (fig. 7).

Accenteur mouchet. Espèce discrète, je ne l'ai pas observée en dehors de la saison de reproduction : est-elle transhumante ? Les cantons des deux couples présents sont situés dans des zones de type futaie pleine où la strate arbustive est mieux développée qu'ailleurs.

Les densités absolues n'ont pu être établies que pour ces 10 espèces ; pour les autres espèces nicheuses elles n'ont pas pu être calculées. Il s'agit d'espèces à grands cantons : Chouette hulotte (1 couple, partie du canton), Pic noir (1 couple, partie du canton), Grive musicienne (1 couple, partie du canton), Geai des chênes (observations régulières) ; l'étude d'un quadrat de 12,5 ha de surface ne permet pas d'évaluer leur densité.

De même le Bec-croisé, espèce à comportement grégaire et erratique, n'a pu lui non plus être dénombré la méthode employée étant basée sur l'existence d'un comportement territorial. Une bande d'une dizaine d'individus de cette espèce a été régulièrement notée sur le quadrat. Deux observations d'oiseaux en plumage juvénile le 3 avril et le 17 juin, confirment la reproduction de l'espèce au Pilat.

D'autres espèces nicheuses étaient absentes du quadrat ; il

s'agit encore d'espèces à grands cantons comme le Pic épeiche, le Pigeon ramier, la Grive draine, la Buse variable dont un couple a niché dans la sapinière, et l'Autour. Deux observations de cette dernière espèce ont été faites l'une le 27 mai, l'autre le 29 juin ; sa nidification, probable, n'a pas été prouvée. Mais il s'agit aussi d'espèces à cantons très disséminés dans ce type de biotope (c'est le cas du Merle noir, de la Sittelle torchepot, du Bouvreuil et du Pouillot véloce) ou enfin d'espèces inféodées au milieu aquatique (Cincla et Bergeronnette des ruisseaux notés le long du Furens).

Avant de passer aux espèces non reproductrices, je voudrais signaler la présence possible en tant que nicheurs de la Mésange nonnette *Parus palustris* L. et surtout celle du Grimpereau des bois *Certhia familiaris* L. Par contre, tous les efforts menés en vue de découvrir au Pilat la Chouette de Tengmalm *Aegolius funereus* L. ont été vains.

b) Espèces non nicheuses dans la sapinière (Tab. III)

Je me bornerai à quelques données sur les espèces hivernantes : le Pinson du Nord a été observé irrégulièrement en bandes d'importance variable et surtout en lisière ; le Tarin fut beaucoup plus régulier que le précédent au cours de l'hiver 1968-69 dans la sapinière. Il a été souvent observé en bandes d'une trentaine d'individus jusqu'au 17 avril. L'abondante fructification des Epicéas et des Sapins est la raison de cette présence régulière, de même que de celle des Bec-croisés.

TABLEAU III

Espèces non nicheuses dans la sapinière du Grand-Bois

Lisière et erratisme	Migration
<i>Circus pygargus</i> (L.) <i>Phaenicurus ochruros</i> (GMELIN) <i>Anthus trivialis</i> (L.) <i>Parus major</i> L. <i>Parus palustris</i> L. <i>Parus caeruleus</i> L. <i>Carduelis serinus</i> (L.) <i>Carduelis carduelis</i> (L.) <i>Carduelis chloris</i> (L.) <i>Carduelis citrinella</i> (PALLAS) <i>Corvus corone</i> L.	<i>Upupa epops</i> L. <i>Streptopelia turtur</i> (L.) <i>Columba oenas</i> L. Hivernage <i>Fringilla montifringilla</i> L. <i>Carduelis spinus</i> (L.)

2. Structure de l'avifaune nicheuse

a) Abondance totale : sur les 12,5 ha du quadrat, 80 couples ont niché soit une densité de 64 couples aux 10 ha. Ce chiffre n'englobe pas les quelques espèces à grands cantons et le Bec-croisé dont la densité n'a pas été estimée mais dont il faudrait tenir compte pour avoir une idée de la biomasse avienne du milieu.

b) Densité spécifique et dominance : au cours de cette année de dénombrement j'ai pu contacter 26 espèces se reproduisant dans la sapinière ; parmi celles-ci 15, dont la plupart des passereaux, étaient présentes sur le quadrat. La densité spécifique moyenne (calculée en ne tenant compte que des 10 espèces à densité connue) est de 6,4 couples aux 10 ha. D'autre part en admettant avec

TABLEAU IV

Comparaison des résultats de quelques dénombrements réalisés en Europe dans des forêts de conifères

Auteurs	Milieu étudié	Densité : C/10 ha	Espèces dominantes
PALMGREN 1930	Forêt de conifères de Finlande	20	<i>Fringilla coelebs</i> <i>Regulus regulus</i> <i>Turdus philomelos</i> <i>Erithacus rubecula</i> <i>Parus ater</i>
LEHMAN 1953	Sapinière du Hartz	13	<i>Fringilla coelebs</i> <i>Parus ater</i>
TURCEK 1956	Sapinière de Slovaquie	64,3	<i>Parus ater</i> <i>Fringilla coelebs</i> <i>Turdus philomelos</i> <i>Regulus regulus</i>
HABER 1952	Pins sylvestres de Pologne	45	
PROCHOT 1971	Sapinière du Jura	51,3	<i>Fringilla coelebs</i> <i>Troglodytes troglodytes</i> <i>Regulus regulus</i> <i>Parus ater</i> <i>Regulus ignicapillus</i>
Présente étude 1969	Sapinière du Pilat	64	<i>Fringilla coelebs</i> <i>Parus ater</i> <i>Regulus regulus</i> <i>Regulus ignicapillus</i>

PALMGREN (1930) qu'une espèce est dominante si elle représente plus de 5 % de la population totale, nous avons ici 7 espèces dominantes sur 10 recensées ; parmi celles-ci les quatre espèces les plus abondantes représentent 68,8 % de la population.

c) Conclusions : une densité totale et une variété plus faibles, donc une densité spécifique plus élevée que celle existant dans les forêts décidues (FERRY et FROCHOT 1968 a et b), traduisent la spécialisation du type de biotope forestier étudié. On doit cependant remarquer que la densité totale obtenue est relativement élevée. Le traitement forestier de type futaie jardinée auquel est soumise la sapinière en est certainement la principale cause. Ce mode d'exploitation donne en effet à la forêt une physionomie pluristratifiée offrant une plus grande variété de niches écologiques que celles résultant d'autres méthodes, en particulier la futaie équienne souvent utilisée pour les forêts de conifères.

Par rapport à d'autres études menées sur l'avifaune du biome des conifères d'Europe, on constate (Tab. IV) une remarquable similitude quant à la composition faunistique, mais des divergences sensibles au point de vue quantitatif (influence de la latitude, de l'altitude et du traitement forestier ?).

Laboratoire de Zoologie et Biologie animale,
Université Claude-Bernard, Lyon-I,
Boulevard du 11-novembre, 69-Villeurbanne

Manuscrit reçu le 13 septembre 1971.

(à suivre)

CHRONIQUE

Réunions parisiennes...

Le calendrier de nos réunions mensuelles est fixé pour 1972 aux mercredis suivants :

5 janvier,
2 février,
12 avril,
3 mai et
7 juin

Ecole Normale Supérieure
Amphithéâtre du nouveau bâtiment
46, rue d'Ulm, Paris 5^e - - 20 h 45

... et Colloque national.

Poursuivant notre collaboration avec la Société Ornithologique de France, le Groupe des Jeunes Ornithologistes et le Groupe Ornithologique Parisien, nous avons le plaisir d'annoncer que le Colloque National d'Ornithologie de 1971 (*Alauda* 39, 1-6) aura une suite que nous espérons selon les vœux de chacun. La date en est fixée au samedi 4 et au dimanche 5 mars 1972. Le programme est libre et sera réparti en trois séances de communications le samedi après-midi et le dimanche matin et après-midi, et une séance de présentations audio-visuelles et d'entretiens le samedi soir, selon un horaire allégé par rapport à celui de 1971.

Nous vous invitons à nous adresser au plus vite une fiche de pré-inscription mentionnant le nombre de couverts désirés au restaurant universitaire, ainsi qu'éventuellement titre et résumé des communications, format et sujet des diapositives et films. Toute correspondance doit être adressée à M. Nicolau-Guillaumet, 55, rue de Buffon, Paris 5^e.

Société d'Etudes Ornithologiques
Le Président
Professeur H. HEIM DE BALSAC

TABLE DES MATIÈRES 1971

ARTICLES ET NOTES *

BESSON, J. — * Deux nouveaux sites de nidification du Choucas des tours <i>Coloeus monedula</i> dans le Sud-Est	249
— * Chasse en vol du Chocard <i>Pyrrhocorax graculus</i> et du Crave <i>Pyrrhocorax pyrrhocorax</i>	250
BIER, O. — Contribution à la biologie de reproduction et à l'alimentation du Guépier d'Europe <i>Merops apiaster</i> en Camargue	209
BRAEMER, H. — Voir P. LEBRETON.	
BROSSET, A. — Premières observations sur la reproduction de six oiseaux africains	112
— Territorialisme et défense du territoire chez les migrateurs paléarctiques hivernant au Gabon	127
— Quelques observations de printemps au Cap Bon (Tunisie)	223
BURTON, P. J. K. — Contenus stomacaux de Limicoles collectés en Afghanistan	132
CASTROVIEJO, J. — * Primeras capturas del Anser indico (<i>Anser indicus</i>) y de la Barnacla cuellirroja (<i>Branta ruficollis</i>) en España	74
CHEYLAN, G. — Le régime de la Chouette hulotte (<i>Strix aluco</i>) à Salernes (Var)	150
— * Observation de l'Élanion <i>Elanus caeruleus</i> en Espagne	156
— * Observation du Cormoran huppé <i>Phalacrocorax aristotelis</i> et de la Niverolle <i>Montifringilla nivalis</i> dans le Midi méditerranéen français	156
CIOCHIA, V. — Voir WINKLER.	
CONSTANT, P., A. GOULLIART, B. LEGRAND et A. RICHARD. — Avifaune du littoral boulonnais III.	145
CORDONNIER, P. — Variations saisonnières de la composition de l'avifaune du marais de Lavours (Ain)	169
DEETJEN, H. — Notes ornithologiques du Yémen	43
DELAVELEYE, R. — * Le Moineau soulcie <i>Petronia petronia</i> à Villers-Cotterêts ?	253
— Panique et agressivité de groupes d'oiseaux en présence d'individus d'espèces localement insolites	312
GILLET, P. — Voir LUNAIS.	
GOULLIART, A. — Voir CONSTANT.	
GRELING, C. de. — Biologie des Tétrars <i>Tetrao urogallus</i> L. et <i>Lyrurus tetrix</i> L. en Finlande	7
GUILLOU, J.-J. — Le Colloque national d'Ornithologie de 1971	1
HEIM DE BALSAC, H. — * Commentaires sur le calendrier de reproduction de <i>Lanius collurio</i> (L.)	159
— et J. VIELLIARD. — Les problèmes de l'information en ornithologie	89
ISENMANN, P. — Voir JOHNSON.	
— et A. SCHIERER. — Note sur les reprises de Grives musiciennes (<i>Turdus philomelos</i>) et de Merles noirs (<i>Turdus merula</i>) nés en Alsace	98
JOHNSON, A. R. et P. ISENMANN. — L'évolution récente des effectifs nicheurs de Laro-Limicoles en zone saumâtre de Camargue	29
— et — La nidification et le passage de la Mouette mélanocéphale (<i>Larus melanocephalus</i>) en Camargue	105
KLEIN, B. — * A propos de Jaseurs et Cassenoix	78
KUMERLOEVE, H. — * Remarques sur la migration printanière de 1971 au Maroc	250
— * Le statut du Vanneau à queue blanche <i>Vanellus (Chettusia) leucurus</i> au Proche-Orient	252
LEBRETON, J.-D. — voir P. LEBRETON.	

LEBRETON, P., M. THÉVENOT, J.-D. LEBRETON et H. BRAEMER. — Etude ornithologique du massif du Pilat (Loire).....	317
LEFRANC, N. — * Deuxième ponte régulière chez <i>Lanius collurio</i> (L.).....	158
LEGRAND, B. — Voir CONSTANT.	
LUNAI, B. et P. GILLET. — * Première preuve de nidification du Morillon (<i>Aythya fuligula</i>) en Sologne.....	73
PUGET, A. — Observations sur l'avifaune nidificatrice de l'étang de Binihesar en Afghanistan.....	139
REEB, F. — * Une visite ornithologique hivernale au Séistan.....	77
RICHARD, A. — Voir CONSTANT.	
RICHTER, A. — Voir WINKLER.	
SALVAN, J. — Observations nouvelles à Madagascar.....	37
— Une visite sur les îlots au Sud de Tamatave (Madagascar).....	213
SCHIERER, A. — Voir ISENHANN.	
SCHIPPER, W. — Notes sur l'avifaune de la zone humide de Pierrepont-Sissonne (Laonnois-Aisne) II.....	204
TAMISIER, A. — Régime alimentaire des Sarcelles d'hiver <i>Anas crecca</i> L. en Camargue.....	261
TESTARD, P. — * Une nouvelle station de <i>Cyanopica cyaneus</i>	78
THÉVENOT, M. — Voir P. LEBRETON.	
THOLLAY, J.-M. — L'exploitation des feux de brousse par les oiseaux en Afrique occidentale.....	54
VALET, G. — * Curieux comportement d'une famille d'aigles bottés (<i>Hieraaetus pennatus</i>).....	79
VIELLIARD, J. — Données biogéographiques sur l'avifaune d'Afrique centrale. I.....	227
— Voir HEIM DE BALSAC.	
WINKLER, R., A. RICHTER et V. CIOCHIA. — * <i>Sylvia melanocephala</i> Gm., une nouvelle espèce pour la Roumanie.....	73

Bibliographie

par J.-J. GUILLOU, H. HEIM DE BALSAC, Y. LE MAHO et J. VIELLIARD

Ouvrages généraux	81,	162
Monographies		82
Biologie de la reproduction	83,	255
Distribution géographique. Migration	85, 164,	256
Physiologie		166
Éthologie. Ecologie. Population	87,	258
Systématique. Evolution		260
CHRONIQUE	80, 161, 254,	346

Le Gérant : H. HEIM DE BALSAC

Imp. JOUVE, 12, rue de Tournon, Paris. — 1-1972

Dépôt légal : 1^{er} trimestre 1972

SOCIÉTÉ D'ÉTUDES ORNITHOLOGIQUES

ÉCOLE NORMALE SUPÉRIEURE, LABORATOIRE DE ZOOLOGIE

46, rue d'Ulm, Paris 5^e

Cotisation donnant droit à la Revue ALAUDA

Membres actifs et associés.....	France....	40 F	Étranger....	42 F
Conditions spéciales pour les jeunes....			sur demande	
Membres bienfaiteurs.....	France et Étranger.....	80 F		

Les demandes d'admission doivent être adressées au Président,
M. le Professeur HEIM DE BALSAC, 46, rue d'Ulm, Paris 5^e

Abonnement à la Revue ALAUDA

France	45 F	Étranger....	50 F
--------------	------	--------------	------

Publications diverses

Liste des oiseaux de France	France....	20 F	Étranger....	22 F
Inventaire des oiseaux de France.....	France....	30 F	Étranger....	32 F
Systema Avium Romaniae	France....	40 F	Étranger....	42 F
Anciens numéros.....			sur demande	

Tous les paiements doivent *obligatoirement* être libellés au nom de la
Société d'Études Ornithologiques, 46, rue d'Ulm, Paris 5^e.

Paiements par chèque postal au C. C. P. Paris 7 435 28 ou par chèque
bancaire à l'ordre de la Société d'Études Ornithologiques.

Chaque paiement doit être accompagné de l'indication précise de son objet.

AVES

Revue belge d'ornithologie publiée en six fascicules par an et éditée par la
Société d'Études Ornithologiques AVES (étude et protection des oiseaux), avec
publication d'enquêtes et d'explorations sur le terrain.

Direction de la Centrale Ornithologique AVES : J. TRICOT, 40, rue Haute, 1330
Rixensart. Secrétariat général de la Société AVES : J. van ESBROECK, 250, avenue
de Broqueville, 1200 Bruxelles. Abonnement annuel à la revue AVES : 200 fr. belges,
à adresser au Compte de Chèques Postaux n° 1805.21 de «AVES» a.s.b.l.,
Bruxelles — Belgique.

NOS OISEAUX

Revue suisse-romande d'ornithologie et de protection de la nature.
Bulletin de la Société romande pour l'étude et la protection des oiseaux.

Paraît en 5 fascicules (6 numéros) par an, qui offrent des articles et notes d'orni-
thologie, des rapports réguliers du réseau d'observateurs, des bibliographies. Rédac-
tion : Paul Géroudet, 37, avenue de Champel, 1206 Genève (Suisse).

Abonnement annuel pour la France : 15, - francs suisses à "Nos Oiseaux"
ccp. 20-117, Neuchâtel (ou par chèque bancaire) ou 16, - francs français payables
uniquement au ccp. N° 3881-35 Lyon, M. Philippe Lebreton, Beynost (Ain).

Pour les demandes d'abonnements, changements d'adresse, expéditions, commandes
d'anciens numéros, s'adresser à l'Administration de «Nos Oiseaux» Neuchâtel 1
(Suisse).

A. Tamisier. — Régime alimentaire des Sarcelles d'hiver <i>Anas crecca</i> L. en Camargue	261
R. Delaveyle. — Panique et agressivité de groupes d'oiseaux en présence d'individus d'espèces localement insolites.....	312
P. Lebreton, M. Thévenot, J.-D. Lebreton et H. Braemer. — Etude ornithologique du massif du Pilat (Loire).....	317
 Chronique	 346
Table des matières	347